UEBER DIE

FEINERE STRUCTUR DER NERVENELEMENTE

BEI DEN

GASTEROPODEN

VON

Dr. med. AUGUST SOLBRIG,
ASSISTENZARZT AN DER OBERB. KREIS-IRRENANSTALT ZU MÜNCHEN.

EINE VON DER MEDIC. FACULTÄT DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN IM JAHRE 1870
GEKRÖNTE PREISSCHRIFT.

MIT SIEBEN PHOTOLITHOGRAPHISCHEN TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1872.

DEM ANDENKEN

MEINES THEUREN VATERS

AUGUST von SOLBRIG

IN KINDLICHER DANKBARKEIT

GEWIDMET.

Digitized by the Internet Archive
in 2016

https://archive.org/details/b22289045

Vorwort.

Die medicinische Facultät der königl. Universität München hatte für das Jahr 1870 folgende Preisaufgabe gestellt:

»Mikroskopische Analyse der Nervenfasern und deren Verhältniss zu den Ganglienzellen bei einem wirbellosen Thiere.«

Indem ich mich an die Bearbeitung dieser Frage wagte, war ich mir der Schwierigkeiten einer derartigen Untersuchung wohl bewusst und verhehlte mir nicht, dass bei der verhältnissmässig knapp zugemessenen Zeit eine vollständig erschöpfende Behandlung des Stoffes einerseits nicht wohl möglich sei, andererseits aber bei der Fülle von ausgezeichneten früheren Bearbeitungen desselben Gegenstandes des Neuen nicht zu viel zu erwarten stehe. Nichtsdestoweniger glaube ich in einzelnen Punkten Manches zur Klärung entgegenstehender Ansichten und Einiges zur Sicherstellung früher gemachter Beobachtungen beigetragen zu haben. Die Arbeit selbst zerfällt in drei Hauptabschnitte:

Der erste Abschnitt ist als geschichtliche Einleitung zu betrachten, worin sich die Anschauungen früherer Beobachter dargelegt finden.

Der zweite behandelt in etwas ausführlicher Weise die von mir angewandten Untersuchungsmethoden. Es geschah dies desshalb, da meiner Ansicht nach gerade bei Wirbellosen, auf deren Elemente die verschiedenen Reagentien viel intensiver einwirken, als bei Wirbelthieren, die Wahl der richtigen Methode von grosser, ja von entscheidender Wichtigkeit ist.

Im dritten Abschnitte folgen meine eigenen Beobachtungen. Hiebei habe ich der Reihe nach die Ganglienzellen, dann die Nervenstämme und Nervenfasern und endlich das gegenseitige anatomische Verhältniss derselben, mit steter Berück-

sichtigung früherer Untersuchungen über denselben Gegenstand einer eingehenden Betrachtung unterworfen. —

Die Grössen habe ich in dem seit neuester Zeit von Listing und Vogel eingeführten Mikron-Masse angegeben ($1\ \mu = 0{,}001$ mm.). —

Die Abbildungen sind sämmtlich von mir möglichst getreu nach der Natur gezeichnet und durch Lichtdruck von M. Gemoser in München vervielfältigt. —

Schliesslich drängt es mich, Herrn Professor Dr. Kollmann in München und Herrn Director Dr. Hubrich in Werneck für ihren freundlichen Rath und Beistand meinen wärmsten Dank auszudrücken.

München, im August 1872.

Der Verfasser.

Angabe des Inhaltes.

Seite

Cap. I: Geschichtliches 1

» II: Methoden der Untersuchung 16

» III: Ganglienzelle 22

» IV: Nervenstämme und Nervenfasern 35

» V: Gegenseitiges anatomisches Verhältniss zwischen Ganglienzelle und Nervenfaser . . . 43

Capitel I.

Geschichtliches.

Die erste grössere Arbeit über das Nervensystem wirbelloser Thiere ging von Frankreich aus. M. Serres [1]) veröffentlichte im J. 1824 eingehende Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. Im zweiten Theile dieses Werkes widmete er ein Capitel dem Nervensystem verschiedener niederer Thiere. Für die uns vorliegende Frage haben sie insofern weniger Interesse, als Serres über die feinere Structur der Nervenelemente gar keine Angaben bringt, sondern seine Untersuchungen sich ausschliesslich auf die makroskopische Anordnung der Ganglien bei Wirbellosen im Vergleiche mit Gehirn, Rückenmark und den von diesen ausgehenden Nerven der höheren Thiere sich erstrecken. J. Roth [2]), dessen Abhandlung sich übrigens von der eben erwähnten Serres' durch grosse Uebersichtlichkeit, prägnante Kürze und Gründlichkeit unterscheidet, behandelte die Frage auch mehr vom allgemein anatomischen Standpunkte, ohne auf mikroskopische Details einzugehen. Er kann zwischen der Nervensubstanz wirbelloser und der höherer Thiere keinen anderen histologischen Unterschied als den der Grösse finden (p. 10).

Derselben Ansicht scheint, nach der Angabe Ernest Faivre's (p. 5), Morren [3]), dessen Arbeit mir leider nicht zu Gebote stand, ohne etwas Neues zu bringen, sich anzuschliessen.

Von weittragender Bedeutung und grossem Werthe für die Wissenschaft war die Arbeit Ehrenberg's [4]), die 1834 erschien.

1) Serres: Anatomie comparée du cerveau 1824, T. II, p. 12—50.

2) Roth: De animalium invertebratorum systemati nervoso. Dissertatio inauguralis. Wiceburgi 1825, p. 10.

3) Morren: De lumbrici terrestris historia naturali, Bruxelles 1829.

4) Ehrenberg: In den »Abhandlungen der kgl. Akademie zu Berlin 1834, p. 605—636.

Ihm verdanken wir die ersten Details über die feineren histologischen Verhältnisse der Nervenelemente bei Wirbellosen. Seine vorzüglichen Abbildungen der Nervenstämme, Nervenfasern und Ganglienzellen sind auch jetzt noch werthvoll, da sie vollständig der Natur entsprechen; nur in der Deutung derselben sind die neueren Beobachter unterstützt von der Vervollkommnung der technischen Instrumente weiter gekommen, als er. Die Nervenfasern der von ihm untersuchten Thiere Arion empiricorum, Astacus fluviatilis und marinus, Paludina vivipara und Hirudo medicinalis, sind nach ihm Cylinder-Röhren, die deutlich Mark führen, das durch Druck herausgepresst werden kann. Im Innern des Ganglions von Hirudo bemerkte er ausserdem grosse keulenförmige, in der Mitte helle, sonst trübe, zuweilen mit gekörnten Kugeln erfüllte Körper. Der Zusammenhang und die Bedeutung derselben als Ausgangspunkte der Nervenfasern aber blieb ihm dunkel, wenigstens finde ich bei ihm keine Angabe, die auf eine derartige Deutung hinweisen könnte.

Der englische Forscher Newport[5] hat in einer Reihe von Aufsätzen seine Untersuchungen über die Nerven bei niederen Thieren mitgetheilt, die aber auch weniger auf die feinere Structur der Nervenelemente als auf die Anordnung und Vertheilung, und auf das Verhältniss der sensitiven und motorischen Fasern zu einander sich beziehen. Für die vorliegende Frage sind sie also von geringerem Interesse, als die Arbeit Valentin's[6], die ich jetzt erwähnen will.

Dieser hat das Nervensystem von Astacus fluviatilis und Hirudo medicinalis untersucht und kam dabei zu folgenden Resultaten:

1. Die Nerven der Wirbellosen setzen sich wie die der Wirbelthiere aus Primitivfasern zusammen, die deutlich von einander geschieden sind. Sie bestehen aus einem fein granulirten Inhalt, umgeben von einer durchsichtigen Hülle.

2. Die Nervenzellen der Wirbellosen sind wie die der Wirbelthiere umgeben von einer Hülle. Die Zelle selbst besteht aus granulirtem Inhalt und einem Kern.

3. Die Nervencentren sind ganz analog denen der höheren Thiere gebaut; die Elemente des Nervensystems nähern sich aber in ihrer Structur mehr den sympathischen Zellen und Fasern der Wirbelthiere, doch konnte er den Uebergang des schwanzförmigen Anhanges in eine einzelne Primitivfaser nie wahrnehmen.

Diesen Uebergang nahm schon Remak mit Sicherheit an. Ausserdem finde

5) Newport: Philos. Trans. 1832. 1834. 1844.
6) Valentin: Nova Acta Acad. natur. cur., T. XVIII. 202. 1836.

ich in dessen Abhandlung [7]), die sich vorzugsweise mit Wirbelthieren beschäftigt, folgende, für unsere Zwecke sehr bemerkenswerthe Angabe:

»An den Nerven der Mollusken findet sich niemals ein Axencylinder; die Primitivfasern der Mollusken und Insecten besitzen keine derartige dicke Scheide, wie man sie bei den Wirbelthieren antrifft.«

Die im Jahre 1839 erschienene Arbeit Valentin's [8]), in der er bei dem Seekrebs eine sensitive und motorische Abtheilung des Nervensystems beschreibt, hat wieder mehr physiologisches als anatomisches Interesse. Auch über die Schriften dreier anderer Forscher Carpenter [9]), Grant [10]) und Milne Edwards [11]), die sich alle mit dem Nervensystem wirbelloser Thiere beschäftigten, kann ich um so rascher hinweggehen, als sie ebenfalls vorzugsweise die allgemeinen Verhältnisse desselben, die Anordnung und Richtung der Nerven und die Beziehungen zwischen motorischen und sensitiven Fasern in Betracht zogen, um mich zu einer Arbeit zu wenden, die nicht allein ihrer ausgezeichneten Gründlichkeit halber, sondern auch wegen ihrer besonderen Wichtigkeit für die vorliegende Frage unser ganzes Interesse in Anspruch nehmen muss. Ich meine die Schrift Helmholtz's [12]) über das Nervensystem Wirbelloser: Er bestätigt, dass die Elemente desselben bei den Krebsen, Arachniden, Insecten, Würmern und Mollusken im Wesentlichen dieselben seien, wie bei den Wirbelthieren, und zurückgeführt werden könnten auf Faserelemente und Zellen. Unter den Faserelementen wurden jedoch keine weiteren Structur-Unterschiede getroffen, wie bei den Wirbelthieren zwischen sympathischen und Cerebrospinal-Fasern. Die Nervenfasern sind am kleinsten bei den Insecten, grösser bei den Blutegeln (0,003‴), am grössten aber bei den Krebsen (0,008‴). Dieselben bestehen, wie bei den Wirbelthieren, aus einem zarthäutigen Cylinder mit flüssigem Inhalt. Zwischen den Primitiv-Fäden befindet sich Zellgewebe, welches aus wellenförmigen Fibrillen zusammengesetzt wird, denen zuweilen, wie beim Krebse, Kerne anliegen. Die

7) Remak: Observationes anatomicae et microsc. de systematis nervosi structura. Dissert. Berolini 1838, p. 4.

8) Valentin: De functionibus nervorum cerebralium et nervi sympathici. Bernae 1839, lib. I, cap. 1, p. 8.

9) Carpenter: Dissertation on the Physiologicae Inferences, to be deduced from the Structure of the Nervous System in the Invertebrated Classes of Animals. Edinburgh 1839.

10) Grant: Outlines of Comparative Anatomy 1841, p. 185—204.

11) Milne Edwards: Annales des sciences naturelles T. XVIII, 1842, p. 326.

12) Helmholtz: De fabrica systematis nervosi evertebratorum. Diss. Berolini 1842.

Ganglienzellen ähneln ebenfalls denen der Wirbelthiere und sind bald rund oder oval, bald von unregelmässiger Gestalt, die durch Fortsätze hervorgerufen werde. Die Membran umschliesse ausser dem wandständigen Nucleus einen fein gekörnten Inhalt, dessen Körner bei verschiedenen Thieren verschieden gefärbt seien. Die Ganglienzellen variirten in Bezug auf ihre Grösse je nach der Gattung und Grösse des Thieres. Am grössten sei ihr Durchmesser bei den Krebsen (bis 0,05‴), am kleinsten bei den Insecten und Spinnen (0,02‴—0,027‴). Die Grösse der Ganglienzellen bleibe sich nicht in einem und demselben Thiere gleich. Helmholtz unterscheidet apolare und geschwänzte Zellen. Die Fortsätze derselben will er bei Hirudo vulgaris und einigen Gasteropoden direct in Nervenfasern übergehen gesehen haben.

Auch Hannover [13], der im Jahre 1842 die Resultate seiner Untersuchungen über das Nervensystem bekannt gab (sein Werk erschien später in französischer Sprache) [14], hat bei Wirbellosen sehr wohl den Ursprung der Nervenfasern von den Ganglienzellen erkennen können; namentlich ist ihm dies bei Astacus fluviatilis und Hirudo medicinalis gelungen. Im Uebrigen charakterisirt er die Nervenelemente folgendermassen: Die Nervenstämme der Mollusken zeigen feine Längsstreifung und sind mit einer Schichte grosser Zellen umgeben. Die Nervenfasern derselben lassen sich nur schwer isoliren. Beim Krebse ist an der Nervenfaser eine feine membranartige Hülle, die zuweilen doppelte Contouren zeigt, und ein klarer, fein granulirter, nebelartiger Inhalt zu erkennen. Ausser dem Bindegewebe finden sich zwischen den Nervenfasern wellenförmig verlaufende Fibrillen, von denen unentschieden bleiben muss, ob sie den Nervenfasern selbst oder dem Bindegewebe angehören. Ein Axencylinder ist nicht zu erkennen. Bei Helix nemoralis, Limax ater, Libellula grandis, Aranea domestica und Hirudo medicinalis hat die Nervenfaser entschiedener das Gepräge der sympathischen Fasern der Wirbelthiere; oft scheint es hier, als ob die Fasern hohl seien. Bei den Gasteropoden sah er die von einer Ganglienzelle entsprungene Faser im weiteren Verlauf in Aeste sich spalten. Die Ganglienzellen dieser Thiere sind mitunter so gross, dass man sie mit unbewaffnetem Auge erkennen kann. Ihre Gestalt ist meist rund oder oval. Der Zellinhalt ist fein granulirt, durchsichtig, an der einen Stelle mehr angehäuft als an der anderen. Die Zelle enthält meist nur Einen Kern, in seltenen Fällen zwei. Dieselben sind Bläschen, deren

13) Hannover: Mikroskopiske Untersögelser af Nervesystemet. Kjöbenhavn 1842.

14) Hannover: Recherches microscopiques sur le système nerveux. Copenhague, Paris et Leipsik 1844.

doppelte Contour auf eine membranartige Umhüllung hinweist. Der Inhalt dieses Kernes ist dichter, dunkler und gröber granulirt als der der Zelle und lässt nicht selten Molecularbewegung erkennen. Was die Grösse betrifft, so ist sie meistens dem Umfange der Zelle proportional, immerhin aber sehr bedeutend. Die Zahl der Kernkörper in Einem Kerne schwankt zwischen 2 und 5. Dieselben sind viel heller als der Kern und zeigen manchmal gleichfalls doppelte Contouren. Oft findet sich in der Mitte der Kernkörperchen noch ein Fleck von unbestimmter Bedeutung. Remak [15]) schrieb eine kurze Abhandlung »über den Inhalt der Nervenröhren des Flusskrebses«, der ich Folgendes entnehme:

Die stärksten unverzweigten Primitivröhren im Bauchstrange des Krebses sind hohle, dünnhäutige Cylinder ($^1/_{40}'''$—$^1/_{30}'''$ im Durchmesser). An denselben sind doppelte, dünne Wände nachzuweisen, zwischen welchen grosse gekörnte Nuclei liegen. Genau im Centrum der wasserhellen Höhle des Cylinders zeigt sich ein geschlängeltes Bündel von überaus zarten Fasern, welches den dritten oder vierten Theil des Durchmessers der Röhre einnimmt. An den Fasern unter $^1/_{60}'''$ Dicke findet sich kein centrales Faserbündel. Der Raum zwischen diesem und der Wandung wird von einer gerinnbaren Flüssigkeit ausgefüllt. Das Bündel selbst hält Remak für analog dem Axencylinder.

Will [16]) hat eine gediegene Arbeit über das Nervensystem Wirbelloser geliefert und darin besonders den Ganglienzellen eine eingehende Untersuchung gewidmet. »Ueber die feinere Structur der Nerven-Primitivfasern«, so schreibt er selbst, »geben die Untersuchungen an wirbellosen Thieren wenig Aufschlüsse; es lässt sich kein Unterschied zwischen den Primitivfäden und den Anhängen der Nervenkörper auffinden«.

Was die Ganglienzellen betrifft, so unterscheidet er zwei Classen derselben. Der Charakter der ersten Art sei:

1. Glashelle Masse in dem Raum zwischen Hülle und Kern. Dieselbe gerinnt bei dem Betupfen mit Wasser, Säuren oder Lösung von Kali chromic. und erscheint dann körnig. Diese Nervenkörper haben immer nur einen Fortsatz, der eine einfache Röhre darstellt und sich, soweit man ihn verfolgen kann, nie in Zweige spaltet.

15) Remak: In Müller's Archiv 1843, p. 197—201.

16) Will: Vorläufige Mittheilung über die Structur der Ganglien und den Ursprung der Nerven bei Wirbellosen. Müll. Arch. 1844, p. 77.

2. Die zweite Art unterscheidet sich von der eben genannten dadurch, dass in der glashellen Masse viele kleine runde Zellen ohne centrischen Kern liegen, und von dem Nervenkörperchen selbst sehr häufig mehrere Anhänge, bald nach derselben Seite, bald nach entgegengesetzter abgehen. Diese Anhänge sind längs gestreift, haben im Innern keine Röhre, wie jene, sondern sind aus $^1/_{500}'''$ feinen Fasern zusammengesetzt. Der Anhang spaltet sich bald in 2, 3 Aeste, die wiederum Zweige abgeben und nicht selten in feine Fasern zerfallen.

Von seinen sechs Schlussfolgerungen will ich die dritte und die letzte als die wichtigsten für unser Thema hieher setzen:

3. Die Anhänge treten im weiteren Verlaufe zwischen die Nerven-Primitivfäden.

6. Die Nervenkörperchen mit einfachen röhrigen Anhängen sind als Anfänge oder Enden von Nerven-Primitivfasern zu betrachten.

Ich komme nun zu den Beobachtungen Lebert und Robin's[17], die eine kurze Arbeit in Müller's Archiv veröffentlichten. Dieselben fanden, dass das Nervensystem der niederen Thiere hauptsächlich aus Ganglien bestehe, die freilich durch ihr nahes Beisammensein, namentlich im Schlundring, den Anschein von Centralorganen erhielten. Die Ganglienkugeln seien bei den Mollusken sehr deutlich und vollständig, dabei rund oder eiförmig. In der Zelle befänden sich viele Molecularkörnchen, zum Theil durch Pigment gefärbt und ein, manchmal zwei, ja selbst drei (?) Kerne.

Die Nervenstränge der niederen Thiere bestünden aus sehr feinen Fasern. Bei den Insecten, namentlich aber bei den Mollusken, seien die Nerven-Primitivfasern so fein, dass man sie kaum noch als solche erkennen könne. —

Leider finden sich in der in topographischer Beziehung vortrefflichen Arbeit Bruch's[18] über das Nervensystem des Blutegels nur spärliche Angaben über die feinere Structur der Nervenelemente. Er unterscheidet Ganglienkugeln von zweierlei Art. Die einen sind apolar, die anderen besitzen nur einen kürzeren oder längeren Fortsatz. Nie sah er zwei oder mehrere. Zwischen den Nervenfasern und diesen Fortsätzen findet er die grösste Uebereinstimmung, auch da noch, wo man dieselben

17) Lebert und Robin: Kurze Notiz über allgemeine vergleichende Anatomie niederer Thiere. Müll. Arch. 1846, p. 128.

18) Ch. Bruch: Ueber das Nervensystem des Blutegels. Zeitschrift für wissensch. Zoologie 1849, Bd. I, p. 164—174.

in die Nerven eintreten und mit den Primitivfasern verlaufen sieht: Bruch ist also der Ansicht, dass die Nervenfasern directe Verlängerungen der Ausläufer seien (p. 168 und 169).

In den zahlreichen Abhandlungen aus der Feder Quatrefages'[19]) über verschiedene wirbellose Thiere, in denen auch das Nervensystem derselben beschrieben ist, finde ich keine Details, die für die vorliegende Frage verwerthet werden könnten. Desto ausführlicher und gründlicher ist die Monographie über das Nervensystem niederer Thiere, die 1857 Ern. Faivre[20]) veröffentlichte.

Es würde zu weit führen, wollte ich auf alle Einzelheiten eingehen: ich begnüge mich, hier nur dasjenige anzuführen, was direct unsern Gegenstand berührt.

Faivre unterscheidet zwei Nervenelemente: Nervenzellen und Nervenfasern. Die Zellen bestehen aus einer Membran, einem körnigen Inhalt und einem Kern. Die Membran ist sehr fein und structurlos, aber doch deutlich wahrnehmbar. Die in ihrer Grösse verschiedenen Körner, die den Inhalt ausmachen, haben eine festweiche (demi-molle) Beschaffenheit. Der Kern ist sehr stark lichtbrechend und besitzt in seinem Innern oft mehrere Kernkörperchen. Manchmal finden sich auch zwei Kerne in Einer Zelle.

Eingehend auf das Verhältniss der Ganglienzellen zu den Fortsätzen unterscheidet er: apolare, unipolare, bipolare und multipolare Zellen. Er findet, dass die Hülle von der Zelle auf den Fortsatz übergeht und dieser selbst nur den Inhalt der Zelle repräsentirt. Was die Structur der Nervenfasern anlangt, so kommt er zu folgenden Resultaten:

Die Nerven-Primitivfasern besitzen eine consistente, elastische Hülle; der granulirte Inhalt ist gefärbt wie die Zellen. Bei Anwendung stärkerer Vergrösserungen erscheint der Inhalt zusammengesetzt aus zahlreichen, sehr kleinen und unregelmässigen Körnchen, die durch eine amorphe Masse zusammengehalten erscheinen. Faivre ist mit Entschiedenheit dagegen, die Nervenfasern der Wirbellosen und insbesondere des Blutegels als Analogon des Axencylinders der Wirbelthiere aufzufassen. Wolle man einen Vergleich machen, so sei der mit den blassen, sympathischen Fasern viel mehr gerechtfertigt.

---

19) Quatrefages: In den »Annales des sciences naturelles« 1843. 1845. 1846. 1850. III. série 1850, t. XIV. 1852.

20) Ernest Faivre: Études sur l'Histologie comparée du système nerveux chez quelques animaux inférieurs. Paris 1857.

Eine solche Nervenfaser kann sich theilen, nicht nur ein Mal, sondern bis zu acht Mal. Das Vorkommen von Anastomosen, sowohl in der Art, dass zwei Nervenfasern sich zu einer dritten vereinigen, als auch dadurch zu Stande kommend, dass ein schwacher Ast einer Primitivfaser diese mit einer andern in Verbindung setzt (ähnlich wie die Arteriae communicantes) hält er für ein gewöhnliches Vorkommen (p. 62). Ueber das Verhältniss der Nervenfaser zur Ganglienzelle scheint Faivre, obwohl er sich nicht direct darüber ausspricht, der Ansicht zu sein, dass die Fortsätze dieser in ihrem weiteren Verlaufe die Nervenfaser selbst bilden.

Diese Anschauung theilt auch G. Walter[21] bei Oxyuris ornata (p. 190). Ausserdem glaubt auch dieser Forscher an den Ganglienzellen eine Membran annehmen zu müssen, die mit dem Inhalte der von der Zelle abgehenden Fortsätze immer mehr zu verschmelzen scheint. Apolare Zellen konnte er bei dem von ihm untersuchten Thiere nicht beobachten. —

Noch muss ich einer kurzen Angabe G. Wagener's[22] Erwähnung thun, die sich auf das Verhältniss zwischen Nervenfaser und Ganglienzelle bezieht, weil ich später Gelegenheit haben werde, auf dieselbe zurückzukommen. Es gelang ihm nämlich, bei Hirudo medicinalis und Autacostama nigrescens einen Faden bis in den Kernkörper zu verfolgen und bei Limax ater und Limnaeus stagnalis konnte er ausser diesem sogenannten Kernkörperfaden auch noch eine Röhre nachweisen, die im Kerne der Ganglienzelle endigte.

Eine sehr gründliche Monographie über den Flusskrebs, worin auch das Nervensystem in eingehendster Weise sich behandelt findet, verdanken wir Häckel[23]. Er betrachtet die Nervenzellen der Krebse, gleich Helmholtz, als übereinstimmend mit den sympathischen Zellen der Wirbelthiere und charakterisirt sie als rundliche Blasen, deren zarte Membran, oft von einer dichten Bindegewebskapsel eingeschlossen, eine trübe körnige Flüssigkeit enthält, in der ein sehr grosser Kern mit Kernkörperchen schwimmt. Der trübe Inhalt besteht aus feinen Körnchen, die in einer zähen, klebrig consistenten Flüssigkeit von eiweissartiger Natur suspendirt sind und

21) G. Walter: Beiträge zur Anatomie und Physiologie von oxyuris ornata. Zeitschrift für wissensch. Zoologie von v. Siebold und Kölliker, Bd. VIII. 1857.

22) G. Wagener: Ueber den Zusammenhang des Kernes und Kernkörpers der Ganglienzellen mit dem Nervenfaden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. VIII, 1857.

23) E. Häckel: Ueber die Gewebe des Flusskrebses. Müll. Arch. 1857.

durch Löslichkeit in Aether sich als Fetttröpfchen erweisen. Sowohl Kern als Kernkörper stellen kuglige Bläschen dar.

Was die Nerven-Primitivfasern betrifft, so schliesst er aus seinen Beobachtungen, dass ihnen, wie bei allen Wirbellosen, die Markscheide fehle und der Inhalt der Primitivröhren allein von einer homogenen, halbflüssigen Masse gebildet werde. Die Wand derselben sei an den feineren Cylindern einfach, an den stärkeren doppelt. Im Allgemeinen nun hält Häckel im Gegensatz zu Faivre diesen Inhalt für ein Analogon des Axencylinders der Wirbelthiere.

Ueber die Verbindung der Ganglienzellen mit den Nervenröhren spricht er sich folgendermassen aus: »Eigentliche multipolare Ganglienzellen, wie sie in den Nervencentren der Wirbelthiere vorkommen, mit mehreren blassen, verzweigten Ausläufern, sah ich niemals, ebenso auch keine Fortsätze, welche nicht in Nervenfasern übergingen. Bezüglich der Art und Weise des Ueberganges sprach vieles für die Ansicht Bidder und Volkmann's, dass die Zellen in Erweiterungen der Röhren eingebettet sind. Die Röhrencontour lief über die Zelle weg.« —

Ich komme nun zu einer interessanten Arbeit von Georg Walter[24]), der seine »Mikroskopischen Studien über das Centralnervensystem von Hirudo medicinalis, Lumbricus agricola, Scolopendra electrica, Astacus fluviatilis, Limnaeus stagnalis und einigen Gasteropoden« 1863 herausgab, obwohl ich jetzt schon gestehen muss, dass ich mit vielen von ihm vertretenen Ansichten nicht übereinstimmen kann, während mir auf der anderen Seite Thatsachen zur Hand sind, die andere von ihm mitgetheilte Funde zu bestätigen geeignet sind.

Ich erwähne hier nur dasjenige, was in unmittelbarem Zusammenhang mit dem uns vorliegenden Gegenstand steht:

An den Nervenzellen unterscheidet Walter einen Kern mit Kernkörper und einen theils homogenen, theils körnigen Inhalt. Was die Art der Umhüllung betrifft, so beschreibt er an den grossen unipolaren (von ihm sogenannten sympathischen) Zellen eine deutliche Membran, die auf die Fortsätze übergeht und im weiteren Verlaufe mit ihnen verschmilzt. Der Kernkörper zeigt in seinem Innern eine Höhlung, die meist von sehr feinen Molecülen umgeben ist. Sowohl an der Zelle, als an den Fortsätzen, die er nur für eine Fortsetzung des Zellinhaltes und der Membran hält,

24) G. Walter: Mikroskopische Studien über das Centralnervensystem wirbelloser Thiere. Bonn 1863.

fand er eine feine Streifung, die in der Zelle concentrischen Charakter besitzt. Bei Anwendung von Essigsäure und kaustischem Natron zerfallen die feinen Ausläufer in Fibrillen. An den kleinen unipolaren Zellen gelang es ihm ebenso wenig, wie bei den meisten multipolaren Zellen (ausser von Astac. fluviat.), eine Membran nachzuweisen. Die Nervenfasern unterscheidet er bei Lumbricus agricola nach ihrer Breite (p. 21), durch verdünnte Salpetersäure konnte er dieselben in feinste Fibrillen spalten. Diese feinsten Fibrillen hält er für nackte Achsenfasern, während er die breiteren und kernhaltigen Nervenfasern (im Bauchstrang) als marklose Fasern betrachtet, die von einer kernhaltigen Hülle umgeben seien. Bei den, von den kleinen unipolaren (motorischen: Walter) Nervenzellen entspringenden, Fibrillen hat er diese Hülle immer vermisst (p. 49). In ganz ähnlicher Weise sollen sich die Nervenfasern von Hirudo medicinalis (p. 48), Scolopendra electrica (p. 49) und den Pulmonaten (p. 51) verhalten.

Bei Astacus fluviatilis beschreibt er drei Arten von Nervenfasern (p. 49):

1. Sogenannte kolossale Nervenfasern mit kernhaltiger Membran, scheinbar homogenem Inhalt, in dessen Längsachse ein centrales Gebilde, aus Fibrillen bestehend, verläuft. Er hält diese für Analoga der markhaltigen Fasern höherer Thiere.

2. Feine, aber noch mit einer kernhaltigen Membran versehene Fasern, deren Inhalt durch verschiedene Reagentien in feinste Fibrillen zerfällt. An ihnen fehlt die Markscheide.

3. Feinste, variköse Fibrillen, die in ihrem äusseren Ansehen ganz mit den feinsten Fortsätzen theils der multipolaren, theils der bipolaren übereinstimmen, und welche er für nackte Achsenbänder, für eigentliche Primitivnerven-Fibrillen hält.

Ueber das Verhältniss zwischen Nervenfasern und Ganglienzellen nun stellt Walter ganz eigenthümliche Ansichten auf. Er glaubt nämlich gefunden zu haben und bildet dies auch von allen von ihm untersuchten Thieren ab, dass die Ausläufer der grossen unipolaren (sympath.) Zellen entweder direct, indem sie sich bald nach ihrem Abgehen von der Zelle mit einer Scheide umgeben, in eine doppel-contourirte Nervenfaser übergehen, oder — und das wäre etwas ganz Merkwürdiges — dass der Fortsatz einer solchen Zelle sich mehrfach theilt und diese Aeste nun in multipolare Zellen übergehen, aus deren feinsten Ausläufern erst die Nervenfasern entstünden. Wiederholt sah er auch, dass die breiten Fortsätze gleich in Fibrillen sich spalteten und an andere Fortsätze herantraten, um gleichen Verlauf mit ihnen zu nehmen.

Die Ausläufer der kleineren unipolaren Zellen sollen sich zu einem gemeinschaftlichen Nervenbündel mit markhaltiger Scheide vereinigen.

Apolare Zellen leugnet Walter entschieden. Einen nicht minder wichtigen Beitrag zur Lösung unserer Aufgabe hat Waldeyer[25]) gebracht:

Er leugnet vor Allem die Membran (p. 223 und 229) an den Ganglienzellen der Wirbellosen gegenüber Walter und den meisten seiner Vorgänger. In Bezug auf Kern und Kernkörper bringt er nichts Neues, kann aber Walter's Angaben betreffs concentrischer Streifung des Zellinhaltes nicht beistimmen (p. 230); ebenso wenig konnte er das Zerfallen der grossen Fortsätze in feinste Fibrillen mittelst verschiedener Reagentien bestätigen; es gelang ihm niemals (p. 224 und 229). Auch für die von Walter versuchte Eintheilung der Zellen in sympathische, motorische und sensible findet er keine Veranlassung. Als letztes Formelement der Nerven sieht Waldeyer die von ihm so genannte »Axenfibrille« an; während er ein Bündel solcher Axenfibrillen, dessen Dicke annähernd dem Durchmesser der Wirbelthier-Nervenfasern gleichkommt, erst für eine Nervenfaser anspricht.

Den directen Uebergang eines grossen Zellen-Fortsatzes in eine zur Peripherie abgehende Nervenfaser und deren nachfolgende Parallelzerfaserung stellt Waldeyer (Helmholtz, Walter, Will und anderen gegenüber) entschieden in Abrede. Seine Meinung über den Ursprung der den Axencylindern gleichwerthigen Fibrillen geht dahin, dass dieselben direct aus den feinen Ausläufern kleiner bi- und multipolarer Zellen ihren Anfang nehmen; entweder aus einem solchen Zellausläufer ohne Weiteres, oder so, dass erst Theiläste desselben die Axenfibrillen sind. Für den Verbleib der ramificirten Fortsätze der grossen unipolaren Zellen lässt Waldeyer nur zwei Möglichkeiten offen: Entweder sie gehen, wie schon Walter ausgeführt hat und wofür auch Fig. 6 und 7 der Taf. VIII zu sprechen scheinen, in die kleinen Zellen über, von denen die Axenfibrillen entspringen, oder die feinsten Verzweigungen verbinden sich mit den letzteren zu gemeinschaftlichem Verlauf (p. 222).

Ich wende mich zu den Untersuchungen Buchholz's[26]) über den histologischen Bau des Centralnervensystems der Süsswasser-Mollusken, die wohl geeignet sind, unser ganzes Interesse in Anspruch zu nehmen. Buchholz hat durch Anwendung

25) W. Waldeyer: Untersuchungen über den Ursprung und Verlauf des Axencylinders bei Wirbellosen und Wirbelthieren. Henle und Pfeufer, Bd. XX, p. 193. 1863.

26) R. Buchholz: Bemerkungen über den histologischen Bau des Centralnervensystems der Süsswasser-Mollusken. Müller's Archiv 1863, p. 234.

besserer Isolations-Methoden und durch ausserordentliche Geschicklichkeit in Handhabung derselben die Lösung unserer Frage um ein bedeutendes Stück vorwärts gebracht.

Die Veröffentlichung seiner Beobachtungen wurde, wie er selbst im Eingange sagt, beschleunigt durch das Erscheinen der oben erwähnten Arbeit G. Walter's, dessen Angaben er theils bestätigen zu können, theils in Abrede stellen zu müssen glaubt. Die Schilderung der feineren Structurverhältnisse der Ganglienzellen weicht nicht viel von der Waldeyer's ab. Er leugnet mit ihm das Vorkommen einer Membran (p. 261) und hebt dies besonders den Angaben Walter's gegenüber hervor; dagegen legt er auf die Existenz einer structurlosen Kernmembran ein besonderes Gewicht, deren Nachweis ihm durch verschiedene Reagentien gelungen sei (p. 242). Zwei Kerne in Einer Zelle seien ihm nie vorgekommen. Die Kernkörper hält er für homogene Gebilde, worin nicht selten ein dunkler Hohlraum wahrzunehmen sei (Nucleololus). Ausserdem erwähnt er eines braunröthlichen Pigmentes innerhalb der Zellen, was besonders an der Austrittsstelle der Fortsätze in grösserer Menge angehäuft sei. Dasselbe werde von kaustischen Alkalien nicht gelöst, durch concentrirte Schwefelsäure blau gefärbt, durch Salpetersäure entfärbt, von Aether, Chloroform etc. aufgelöst (p. 257). Anlangend die feineren Verhältnisse der Nerven-Primitivfasern vertritt er folgende Ansicht: Die Nervenfasern der Mollusken entbehren der Schwann'schen Scheide (p. 264); sie bestehen aus einer gleichartigen, weichen, eiweissartigen Masse, an der sich niemals eine Membran findet und sind als dem Axencylinder der Wirbelthiere analog aufzufassen. Dass diese Primitivfasern erst aus feinsten Fibrillen sich zusammensetzen und somit als Verschmelzung oder Bündel einer Summe von Fäserchen erscheinen sollen, wie dies Walter, Waldeyer und auch Leydig hingestellt haben, leugnet Buchholz entschieden (p. 305). Er konnte im frischen Zustande niemals eine Streifung der Fortsätze und der Primitivfasern wahrnehmen, ebenso wenig, wie es ihm gelingen konnte, durch Reagentien der verschiedensten Art eine Parallelzerfaserung der Fortsätze zu bewirken (p. 297). Die Nervenfasern besitzen nicht die Form von Cylindern, sondern von abgeplatteten Bändern.

Seine Untersuchungen über das Verhältniss zwischen Nervenfasern, Ganglienzellen und deren Fortsätzen haben zu wesentlich anderen, ich möchte beinahe sagen entgegengesetzten Resultaten geführt, wie die Walter's und Waldeyer's. Mit Entschiedenheit spricht sich Buchholz gegen eine directe Verbindung von Zellen unter einander und namentlich gegen den Uebergang des Fortsatzes einer unipolaren Zelle

in eine multipolare aus (p. 293) und bezeichnet die Annahme, als ob diese multipolaren Zellen gewisse Zwischenglieder darstellten, aus denen sich erst die Nervenfasern bildeten, eine Ansicht, die Walter mit Bestimmtheit und Waldeyer als höchst wahrscheinlich aufstellten, geradezu für irrthümlich (p. 276). Er glaubt beweisen zu können, dass die Ganglienzellen-Ausläufer direct in die Nervenfasern sich fortsetzen. Die Substanz der Ausläufer zeige sich wie diejenige der Nervenfasern völlig übereinstimmend mit der hyalinen Grundsubstanz der Ganglienzellen, und die Nervenfasern erwiesen sich somit als einfache Verlängerungen derselben in Form breiter, bandartiger Streifen, die er bis in die Nervenstämme hinein verfolgen konnte (p. 271).

Buchholz ist gegen die Bezeichnung »unipolare Zelle«, wenn man sie auch auf die bekannten grossen Zellen anwendet, von denen nur Ein Fortsatz abgeht, da er findet, dass nur in Ausnahmsfällen dieser Eine Ausläufer sich nicht theilt und somit diese Zelle in weitaus den meisten Fällen mehr als Einer Faser zum Ursprung dient.

Die Fortsätze der multipolaren Zellen theilen sich entweder nach kurzem Verlauf in ungemein feine Fasern oder verlaufen auf sehr weite Strecken mit ziemlich gleichbleibender Breite fort, wobei sie nur hin und wieder feine Fäserchen abgeben (p. 276). Ausser diesen multipolaren Zellen finden sich auch kleine unipolare, deren Fortsätze als einfache Fasern von der Zelle abgehen und entweder direct in die Nervenstämme übergehen, oder erst nachdem sie sich getheilt haben. Von den feinen Fäserchen, die von den breiten Fortsätzen abgegeben werden, glaubt er, dass sie wesentlich zur Bildung des feinen Fasersystems, das sich in den Nervencentren findet und in das auch die kleinsten unipolaren Zellen ihre Fortsätze schicken, beitragen.

Leydig[27]) hat zwischen diesem Fasersystem eine »nervöse Punktsubstanz« beschrieben. Dieser Ansicht pflichtet Buchholz durchaus nicht bei, sondern glaubt, dass in diesem Fasernetz ein Medium gegeben sei, indem sich die Ganglienzellen indirect unter einander in Verbindung setzen könnten (p. 299). Apolare Zellen konnte er ebenso wenig wie Kernkörperfortsätze finden. —

Warum ich jetzt erst Leydig's erwähne, der doch schon seit 1848 fast alljährlich durch interessante und gründliche Monographien über wirbellose Thiere und deren Nervensystem zur Klärung der vorliegenden Frage wesentlich beigetragen

27) Leydig: Ueber das Nervensystem der Anneliden. Müll. Arch. 1862.

hat, hat seinen Grund darin, dass Leydig[28] im Jahre 1864 sein neues Handbuch der vergleichenden Anatomie herausgab und dort seine Anschauungen über die Verhältnisse der Nervenelemente bei den Evertebraten in zusammenhängender Weise niederlegte. Die Ganglienzellen, so schreibt er darin, besitzen einen gewissen blassen, zarten Habitus, sind leicht zerstörbar und müssen, da eine Membran sich nicht nachweisen lässt, als hüllenlose Ballen einer weichen, homogenen, zahlreiche Körnchen zusammenhaltenden Substanz aufgefasst werden (p. 84), die häufig in concentrischen Schichten um den Kern angeordnet zu sein scheint. Dieser Kern ist meist rund und von ähnlicher Beschaffenheit wie die Zellsubstanz, nur dichter gefügt. Kernkörperchen fand er bei Limnaeus stagnalis bis zu acht. Die Nerven-Primitivfasern erklärt er für platte, aus der Vereinigung feinster Fäserchen entstandene Bänder, denen durchaus eine Hülle mangelt (p. 92). Die so entstandene marklose Nerven-Primitivfaser kann aber trotzdem ein vollständig homogenes Aussehen haben (p. 92). Theilungen derselben sind ganz gewöhnlich.

Ueber die Art und Weise des Ursprungs der Nervenfaser glaubt Leydig Folgendes als sicher annehmen zu können: Im Gehirn der Egel, Insecten, Schnecken gehen die Stiele der Ganglienkugeln keineswegs unmittelbar als Nervenfasern weiter, sondern, nachdem sie sich mehrere Male getheilt, in eine im Centrum der Ganglien gelegene Molecularmasse oder Punktsubstanz über und verschmelzen mit dieser. Es erleidet nun gar keinen Zweifel, dass erst aus dieser centralen Punktsubstanz die Anfänge der Nerven sich bilden.

Aber auch in den Nervencentren der Wirbellosen kommen einzelne bestimmt gelagerte Ganglienkugeln vor, deren Fortsätze ohne Vermittelung von eingeschobener Punktsubstanz geraden Wegs als Nervenfasern weiter gehen, ein Verhalten, das in den peripherischen Ganglienzellen ganz gewöhnlich ist (p. 89).

Kernkörperfortsätze hat Leydig nicht beobachtet. —

In einer Arbeit Schwalbe's[29] finde ich einige Angaben, die vielleicht hier

28) Fr. Leydig: In der Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie von v. Siebold und Kölliker. 1848. 1851. 1852. 1855. 1854.

Fr. Leydig: Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere, 1857.

Fr. Leydig: In Müll. Archiv 1862.

Fr. Leydig: Vom Bau des thierischen Körpers. Handbuch der vergl. Anatomie 1864. erster Band. erste Hälfte.

29) G. Schwalbe: Ueber den Bau der Spinalganglien nebst Bemerkungen über die sympathischen Ganglienzellen. Schultze's Archiv IV. 1868.

verwerthet werden könnten. Er beschreibt um den Kern der Ganglienzellen von Limax empiricorum ebenfalls eine concentrische Streifung und findet diesen selbst manchmal radiär angeordnet (S. 60). Zwei Kerne in Einer Zelle sind ihm selten vorgekommen, während er die Kernkörperchen oft in grosser Anzahl, bis zu 8 in Einem Kern, beobachtete.

Fortsätze, die in dem Kernkörperchen oder im Kerne endigen sollten, leugnet Schwalbe; er konnte immer nur einen directen Uebergang der eintretenden platten, breiten Nervenfasern in die eigentliche concentrisch geschichtete Substanz der Ganglienzellen constatiren (p. 65), und zwar geschah dieser immer so, dass der bisher gleichmässig dicke Axencylinder pinselförmig in die Zellsubstanz ausstrahlte (p. 67). —

Weitgehende Schlüsse zieht Franz Boll[30]) aus der concentrischen Streifung der Zellsubstanz bei den Mollusken. Ohne weitere Ausführungen oder Beweise zu geben, schreibt er: »Die Ganglienzellen der Mollusken bestehen ebenso wie bei den Wirbelthieren aus zahlreichen in den verschiedensten Richtungen verlaufenden Fibrillen und aus körniger, interfibrillärer Zwischensubstanz. Eine besondere Membran fehlt ihnen wie den Nervenfasern; letztere, die, wie ihr Verhältniss zur Ganglienzelle lehrt, als dem Axencylinder der Wirbelthiere homolog betrachtet werden müssen, zeigen durchweg eine fibrilläre Structur. Im Parenchym der Organe verlaufend, werden sie durch Abgabe von Aesten immer feiner. Dieselben gehen stets aus der Substanz der Zelle hervor, und konnte er eine Verbindung mit dem Kerne derselben niemals wahrnehmen. —

30) Franz Boll: Beiträge zur vergleichenden Histologie des Mollusken-Typus. Schultze's Archiv Bd. IV, Supplementband 1869.

Capitel II.

Methoden der Untersuchung.

Ich habe nun in sehr ausführlicher Weise die Ansichten derjenigen, die sich mit der Erforschung der Nervenelemente wirbelloser Thiere eingehender beschäftigt, dargelegt; ich hoffte aber durch diese Zusammenstellung späteren Beobachtern auf diesem Gebiete ein vielleicht nicht ganz unbrauchbares Hülfsmittel an die Hand geben zu können. —

Die Thiere, deren Nervenelemente mir zur Untersuchung vorlagen, waren Arion empiricorum, Limax maximus, Helix adspersa und Helix pomatia.

Vor Allem will ich bemerken, dass sowohl in der topographischen, als in der histologischen Anordnung des Nervensystems dieser Gasteropoden kein, oder wenigstens kein wesentlicher Unterschied sich findet. Was die topographischen Verhältnisse betrifft, so glaube ich um so mehr auf die vortreffliche und ausführliche Beschreibung und Darstellung derselben bei Walter[1]) verweisen zu können, als deren Betrachtung nicht unmittelbar zu unserem Gegenstand gehört und ich die dort gemachten Angaben nur bestätigen kann.

Bevor ich aber auf die Details meiner Beobachtungen eingehe, möchte ich noch mit wenigen Worten die Untersuchungsmethoden, die ich für diesen Zweck anwandte, erwähnen:

Untersuchung im frischen Zustande.

Die Untersuchung der Ganglienzellen ohne Anwendung von Reagentien, vielleicht nur in dem Blute oder der Leibesflüssigkeit der Thiere, hat sehr viel Missliches und gibt über die feinere Structur derselben nur ganz geringen Aufschluss. Die Gebilde sind so zart und dabei so innig mit einander verbunden, dass die zerzupfenden Instrumente die grösste Zerstörung unter ihnen anrichten, und nur unbrauchbare Objecte dadurch zu Stande kommen. Insbesondere gilt dies von der eigentlichen Zellsubstanz und deren Fortsätzen, während die Zellenkerne eine bei

1) G. Walter, a. a. O. p. 45 ff. u. Taf. IV.

weitem grössere Resistenzfähigkeit zeigen, ein Umstand, der erklärt, warum in solchen Präparaten meist nur die freien Kerne der Ganglienzellen zur Anschauung kommen, während die Ausläufer meistens abgerissen sind und nur in seltenen, günstigen Fällen Zellen-Protoplasma um den Kern angehäuft sich findet. Ist aber letzteres der Fall, so bietet sich uns ein Bild dar, welches mehr wie alles Andere beweist, dass weitaus den meisten Ganglienzellen der Gasteropoden eine besondere structurlose Membran mangelt. Es hängt nämlich dieses Protoplasma in formlosen Stücken dem Kerne an, ohne dass sich eine Membran als Begrenzung derselben nachweisen liesse (vgl. Taf. II, 26). Aber auch im freien Felde findet sich nichts, was man als frühere Hülle der Zelle ansprechen könnte. Und trotzdem kommt in ganz seltenen Fällen eine solche vor. Ich glaubte schon denjenigen Recht geben zu können, die gegen die Existenz einer Membran für alle Ganglienzellen sich ausgesprochen haben, da gelang es mir nach langem Suchen, eine, aber nur Eine Zelle aufzufinden, die von einer ganz deutlichen, gleichartigen Membran umgeben war (vgl. Taf. III, 7). (Die Zelle stammte aus dem unteren Schlundganglion von Helix pomatia, das 24 Stunden in Jodserum gelegen hatte). In diesem überaus seltenen Vorkommen scheint mir der Grund zu liegen, warum die meisten Beobachter gegenwärtig eine Hülle für alle Ganglienzellen in Abrede stellen. —

Der erste, der Zweifel an dem Vorhandensein einer Zellenmembran bei Wirbelthieren hegte, war Valentin[2]). Später kamen Stannius[3]) und R. Wagner[4]), die ebenfalls eine besondere Hülle der Ganglienzellen des Gehirns leugneten. An einzelnen Zellen der Wirbellosen stellte bereits Leydig[5]) eine membrana propria in Abrede, obwohl er auch jetzt noch[6]) für gewisse Formen eine Hülle gelten lässt, wenn auch nur in der Art einer stärkeren Anhäufung von Protoplasma um die Peripherie.

Erst Max Schultze[7]) gelang es, einen vollständigen Umschwung in den bis dorthin herrschenden Ansichten hervorzubringen, und jetzt stimmen fast alle Histologen mit seiner Auffassung überein.

---

2) Valentin: Zur Entwickelung der Gewebe des Muskel-, Blut- und Nervensystems. Müll. Archiv 1839, p. 194.

3) Stannius: Göttinger Nachrichten 1850.

4) R. Wagner: Göttinger Nachrichten 1851, Nr. 14.

5) Leydig: Die Anatomie von Coccus Hesperidium in der Ztschr. f. wissensch. Zoologie 1853.

6) Leydig: Vom Bau des thierischen Körpers 1864.

7) Max Schultze: Observat. de retinae structura penitiore. Bonnae 1859, p. 12.

Nur Mauthner[8], Stilling[9], Luys[10] und für die Wirbellosen G. Walter[11] glauben auch in ihren neueren Arbeiten für die Existenz einer festen Membran an gewissen Zellen einstehen zu können.

Ich kann dagegen nur wiederholt anführen, dass es mir nur ein einziges Mal gelungen ist, eine solche nachzuweisen.

Untersuchung in Mineralsäuren.

Ich habe dazu Schwefelsäure, Salzsäure und Salpetersäure in den verschiedensten Concentrationsgraden, bis zu 5 Tropfen auf 100 ccm. herab, benutzt, ohne dass ich einen besonderen Vortheil in dieser Behandlungsweise gefunden hätte. Die Zellen sind in solchen Präparaten bedeutend geschrumpft, die Fortsätze fast nirgends erhalten und die Nervenfasern in den Stämmen wohl aufgehellt, aber doch nicht so klar, um diese Methode für unsere Zwecke empfehlen zu können. Dass sich durch Salpetersäure die Nervenfasern und Fortsätze in Parallelfibrillen auflösen, wie Walter angibt, konnte ich niemals bemerken.

Untersuchung in doppeltchromsaurem Kali und Chromsäure.

Zu viel besseren Resultaten bin ich durch die Anwendung der verschiedenen Chromsäure- und chroms. Kali-Lösungen, wie sie sich bei Max Schultze[12] und O. Deiters[13] angegeben finden, gekommen und kann in dieser Beziehung namentlich die $^1/_{30}$ %-Lösung des Kali bichromicum empfehlen. Dadurch, dass das chroms. Kali zugleich das Bindegewebe und die körnige Zwischensubstanz macerirt, während seine härtende Wirkung sich an den Nervenelementen geltend macht, lösen sich die Theile sehr leicht von einander und eine Isolirung der Ganglienzellen mit ihren Fortsätzen gelingt auf diesem Wege sehr schön und verhältnissmässig leicht. Doch ist es nicht gerathen, ein Präparat länger als 2—3 Tage in dieser Flüssigkeit liegen

8) Mauthner: Beiträge zur näheren Kenntniss der morphologischen Elemente des Nervensystems. Sitzungsbericht der Wiener Akademie 1860, p. 587 u. 1861, p. 47.

9) Stilling: Untersuchung über den Bau des kl. Hirns 1867.

10) Luys: Recherches sur le système nerveux cerebro-spinale. Paris 1865, p. 163.

11) Walter, a. a. O. p. 39.

12) Max Schultze: Ueber den Bau der Nasenschleimhaut. Halle 1862, p. 78 ff.

13) O. Deiters: Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark 1865, p. 8 ff.

zu lassen, da sich dann der coagulirende Einfluss der Chromsäure in unangenehmer Weise auf die Ganglienzellen äussert (vgl. Taf. IV, 10). Dieselben schrumpfen, und die Fortsätze brechen sehr leicht ab, und ihr ganzer Habitus verändert sich so, dass Bilder, auf solche Weise gewonnen, zu ganz falschen Anschauungen über die thatsächlichen Verhältnisse verleiten könnten. —

Ich komme nun zu einem Verfahren, das ich vielfach angewandt habe, und das zur Aufklärung mannichfacher Verhältnisse von nicht geringem Werth ist, nämlich zur

Untersuchung in Jodserum.

Ich habe dasselbe nach den Angaben von Max Schultze[14]) bereitet und finde, dass es vor Allem eine bestimmte Zeit einwirken muss, wenn seine Vorzüge bei Wirbellosen zur Geltung kommen sollen. Innerhalb der ersten 12 Stunden erhält man keine guten Präparate: Die Zellen zerbröckeln sich gern, die Fortsätze reissen sehr leicht ab und über die Art und Weise der Verbindung beider mit einander bekommt man wenig oder keinen Aufschluss. Anders verhält es sich, wenn das Präparat länger (20 Stunden bis zu 8 Tagen) in Jodserum gelegen ist. Die Isolirung der Elemente kommt zwar nicht so leicht zu Stande, wie bei der Behandlung mit chromsaurem Kali und Chromsäure, indem die Theile nicht immer die dort so vorzügliche Härtung und Consistenz besitzen, aber die gewonnenen Präparate zeichnen sich durch grosse Klarheit und Durchsichtigkeit aus. Eine merkwürdige Eigenschaft des Jodserums besteht darin, einzelne Partieen der granulären Zellsubstanz besonders an der Abgangsstelle der Fortsätze intensiv gelbbraun zu färben. Es ist sicher, dass in allen Ganglienzellen der Mollusken, wie schon frühere Beobachter, namentlich Buchholz[15]), angegeben haben, Pigment angehäuft sich findet, doch habe ich mich überzeugt, dass durch alle übrigen von mir angewandten Methoden dieses Verhalten bei weitem nicht so prägnant sich zeigt, als bei der Behandlung mit Jodserum. [Bei der Chromsäure (Taf. IV, 10), dem chromsauren Kali und Weingeist zeigen sich die Ganglienzellen gleichmässig gelbbräunlich, nur der Kern erscheint in einer dunkleren Nüance.] Ich glaubte deshalb anfangs, dass diese circumscripte Färbung von einer Jod-Imbibition herrühre. Aber das gleiche Verhalten

14) Max Schultze: Die Anwendung mit Jod conservirter Flüssigkeiten. Virch. Arch. XXX.
15) Buchholz, a. a. O., p. 256 ff.

zeigte sich auch bei der Untersuchung mit einfachem, durch aqu. dest. verdünntem Hühnereiweiss. Die bräunliche Farbe rührt also nicht von der Einwirkung des Jods her, sondern ist Pigment, das durch diese Substanzen nur deutlicher hervortritt.

Untersuchung in verdünntem Alkohol.

Die Untersuchung an Objecten, die in Weingeist gelegen waren, ist so häufig erwähnt, dass ich mich wundere, wie wenig die grossen Vortheile derselben anerkannt werden. Viele Forscher schliessen diese Methode merkwürdiger Weise sogar als unbrauchbar aus, während ich meine besten Präparate ihrer Anwendung verdanke. Sie vereinigt nicht nur die oben angeführten Vorzüge des chromsauren Kali, der Chromsäure und des Jodserums, sondern leistet auch durch vortreffliche Conservirung der Ganglienzellen und deren Fortsätze ausgezeichnete Dienste. Das elementare Fasernetz findet sich bei keinem anderen Verfahren so deutlich und schön erhalten, als bei der Untersuchung mit Spiritus. Neben diesen Vorzügen bietet dasselbe auch noch den nicht zu unterschätzenden Vortheil, dass die Objecte lange Zeit (bis zu 6 Wochen) fast unverändert sich erhalten. Ich glaube so ziemlich alle bekannteren und als brauchbar gerühmten Untersuchungsmethoden angewandt zu haben und bin immer wieder auf diese zurückgekommen. Der Grund, warum diese so einfache Methode keinen grösseren Wirkungskreis sich verschaffte, liegt vielleicht in der nicht richtig gewählten Concentration.

Ich nehme für gewöhnlich auf 5 Unzen destillirten Wassers eine Unze käuflichen Weingeist und lege die ganzen Thiere in diese Lösung. Schon nach 12 Stunden sind jene Wirkungen eingetreten, die das Präparat für die Untersuchung tauglich machen. Dieselben machen sich aber dann nicht in fortschreitender Weise geltend, sondern bleiben gewissermassen stationär, so dass ich, wie gesagt, oft noch nach 6 Wochen, ja sogar nach 4 Monaten ganz brauchbare Bilder erhalten habe.

Es ist selbstverständlich, dass die Anwendung anderer Hülfsmittel trotz dieses vortrefflichen Reagens nicht unterlassen wurde. Ich will zunächst des carminsauren Ammoniaks erwähnen.

Untersuchung mit carminsaurem Ammoniak.

Quer- und Längsschnitte von Schlundringen, die längere Zeit (4—6 Wochen) in absolutem Alkohol gelegen waren und dann mit einer sehr schwachen Lösung

von carminsaurem Ammoniak imbibirt wurden, geben, namentlich um das Lagerungsverhältniss der Ganglienzellen zu den Nervenfasern zu studiren, sehr gute Präparate. Um die Ausführung der Schnitte, die der Feinheit der Objecte wegen bedeutende Schwierigkeiten darbietet, zu erleichtern, habe ich den betreffenden Schlundring zwischen zwei Schnittflächen eines in Alkohol aufbewahrten Gehirns gelegt und dann durch Beides den Schnitt geführt (Taf. VII, 1).

Die Färbung mit Anilin-Roth

bietet keine Vortheile, da sich Zelle, Kern, Faser und Bindegewebe ganz gleichmässig imbibiren, dagegen leistete das Chlorgold in der Form von

Goldchloridkalium $^1/_{10}$ %,

das Cohnheim [16]) zuerst anwandte, auch mir in der Unterscheidung nervöser und bindegewebiger Elemente vorzügliche Dienste. Nach längerer Einwirkung imbibirt sich zwar auch die Bindesubstanz, aber der grosse Unterschied in der Nüance der Färbung zwischen beiden ist doch in die Augen springend. An den Ganglienzellen, deren Imbibition überhaupt viel später eintritt als die der Nervenfasern, fand ich, dass wie bei den Wirbelthieren zuerst immer die Zellsubstanz und deren Fortsätze sich färben, und dann erst die Kerne; ein Verhalten, das dem bei der Imbibition mit Carmin bekanntlich entgegengesetzt ist. —

Ausgezeichnet ist die

Untersuchung mit Überosmium-Säure.

Schon nach ½stündigem Liegen in einer 1 %-Lösung sind die Präparate zum Zerzupfen tauglich. Die Nervenfasern färben sich augenblicklich braunschwarz, während die Ganglienzellen anfangs unverändert bleiben und erst später Imbibition annehmen. Auch bei der Behandlung mit diesem Reagens zeigt sich das Pigment, von dem ich schon oben bei der Besprechung des Jodserums Erwähnung gethan, sehr auffallend. Es zeigte sich ferner, dass eine Reihe von Pigmentkörnchen auch in dem Fortsatz vorkommen und zwar in dem Centrum desselben auf weite Strecken hin sichtbar (vgl. Taf. IV, 8).

---

16) Cohnheim: Ueber die Endigung der sensiblen Nerven in der Hornhaut. Virchow's Arch. XXXVIII.

Ueberaus deutlich tritt bei der Überosmiumsäure die concentrische Streifung auf. Man hält diese Strichelung der Zellen und mancher Fortsätze vielfach für den Ausdruck einer feineren Differenzirung des Inhaltes. Aber es ist zu bedenken, dass man im frischen Zustande niemals etwas Aehnliches sieht. Es ist also das gestrichelte Ansehen in diesem Falle höchst wahrscheinlich auf Rechnung der Einwirkung der Überosmiumsäure zu setzen.

Ein Präparat bestärkte mich ganz besonders in dieser Ansicht: Die Zelle war mitten aus einander gerissen und der Kern entfernt. Man sollte nun erwarten, dass sich die fibrilläre Structur an der Rissstelle in irgend einer Weise manifestirt hätte, aber dieselbe war beinahe glatt und an den ausgefranzten Stellen war weder durch das Mikroskop, noch durch verschiedene Reagentien irgend Etwas zu entdecken, was als ein Zeichen faseriger Structur sich hätte deuten lassen können.

Capitel III.

Nervenzellen bei den Gasteropoden.

Von allen Autoren wird die Ganglienzelle als Ausgangspunkt der Nerven-Primitivfaser angesehen, und so werde auch ich zuerst die Eigenthümlichkeiten dieser etwas näher betrachten.

Was die Zellenhülle betrifft, so muss ich mich, wie schon erwähnt, dahin aussprechen, dass in ganz seltenen Fällen eine solche sich finden kann, aber doch bei weitaus der grössten Mehrzahl dieselbe nicht existirt.

Niemals habe ich, wie Walter[1]) bei Limnaeus stagnalis, einen Uebergang der Hülle auf den Fortsatz beobachtet, sondern die Zelle mit Membran und Ausläufer verhielt sich genau so, wie ich sie Taf. III, 7 gezeichnet habe. Ob nun der Fortsatz diese Hülle einfach durchbrach oder dieselbe gegen die Austrittsstelle jenes hin sich verschmälerte und zuletzt verschwand, das zu entscheiden, wollte mir nicht gelingen. Weit häufiger kommt an bestimmten Zellen, namentlich den grossen, an

1) Walter, a. a. O. p. 39.

der Randzone des Ganglions gelegenen, eine bindegewebige Umhüllung vor, wie sie Helmholtz, Häckel und Walter von Astacus fluviatilis beschrieben haben.

Es ist mir räthselhaft, warum Buchholz [2]) sie nicht gesehen hat, obwohl ihr Vorkommen gar nicht so selten ist (vgl. Taf. VII, 1 *a*). — Im Allgemeinen sind die Zellen der Mollusken viel grösser, als die der Säuger; ja manche sind sogar so bedeutend an Umfang, dass man sie mit freiem Auge sehen kann. Der Unterschied der Grösse der Ganglienzellen unter sich ist aber gleichfalls ganz enorm. Es finden sich in demselben Schlundring Zellen, deren Längsdurchmesser bis zu 220 μ und deren Querdurchmesser bis zu 150 μ misst (vgl. Taf. III, 7), [Buchholz [3]) hat eine Zelle abgebildet, deren Durchmesser 240 μ betrug] neben solchen, die kaum 3 μ gross sind und doch alle Attribute von Ganglienzellen besitzen (Taf. II, 11).

Die kleinere Form findet sich vorzugsweise in den oberhalb des Schlundes gelegenen Ganglien. In der unteren Schlundganglienmasse ist ihre Zahl nicht so überwiegend und kommen sie hier mehr gegen das Centrum hin vor, während die grossen Zellen hauptsächlich um die Peripherie der Ganglien herum gelagert sind (vgl. Taf. VII, 1).

Walter [4]) hat, nach dem Vorgange von Jacubowitsch [5]), die Ganglienzellen bei Wirbellosen und speciell bei den Mollusken in sympathische, motorische und sensible eingetheilt. Ich kann aus den Resultaten meiner Beobachtungen nicht die Ueberzeugung gewinnen, dass diese Eintheilung in der Natur ihre Begründung hat; wenigstens können wir sie mit unseren jetzigen Hülfsmitteln nicht nachweisen; denn aus der Grösse eines Organs allein auf dessen Function einen Schluss machen zu wollen, ohne dass sich dabei ein charakteristischer Unterschied in der feineren Structur erkennen liesse, ist nicht gerechtfertigt. Die Grössenunterschiede gehen überdies so in einander über, dass es in einzelnen Fällen absolut nicht zu entscheiden wäre, ob die betreffende Zelle noch zu den grossen oder schon zu den weniger grossen Zellen zu rechnen sei. Uebrigens hat sich schon Waldeyer *) und

---

2) Buchholz, a. a. O. p. 261.

3) Buchholz, a. a. O. Taf. VII, 9.

4) Walter a. a. O. p. 43.

5) Jacubowitsch: Mélanges biologiques. Bulletin de l'Academie des Sciences de St. Petersbourg 1856, Tom XI, p. 345.

*) Waldeyer, a. a. O. p. 224.

in der neuesten Auflage seiner Gewebelehre auch Kölliker[6]) gegen diese Eintheilung ausgesprochen. —

In Betreff der Form der Ganglienzellen findet sich ein Unterschied, bedingt durch die Zahl der Fortsätze und die Art ihres Abganges. Die gewöhnlichste Form ist die eines Ovals, manche Zellen sind auch ganz rund, dazwischen kommen aber birnförmige, spindelförmige und alle nur möglichen Uebergangsstufen einer Form in die andere vor. Die Beschaffenheit der äusseren Contour ist theilweise schon oben besprochen worden; hier zeigen sich die Wirkungen der angewandten Reagentien in auffallendster Weise. Vergleichen wir Zellen, die nach der Behandlung mit chromsauren Kali oder Chromsäure isolirt wurden, mit denen, die durch Zerzupfen in Jodserum, in verdünntem Alkohol oder ohne Anwendung eines Reagens gewonnen sind, so wird man sich den grossen Unterschied, der hier obwaltet, nicht verhehlen können. Die Chromsäure ruft nach längerer Einwirkung eine bedeutende Schrumpfung der Zellsubstanz hervor (vgl. Taf. II, 27 u. IV, 10), in Folge deren die Contour unregelmässig wird, bald einsinkt und bald sich ausbaucht; dabei wird auch der Kern in Mitleidenschaft gezogen und verliert häufig seine ursprüngliche Gestalt. Weit regelmässigere und zugleich schärfere Contouren zeigen sich bei der Untersuchung in verdünntem Alkohol. Es scheint, dass dieser an dem Rande der Ganglienzelle einen gewissen Grad von Coagulation der eiweissartigen Grundsubstanz bewirkt.

Das Jodserum muss schon ziemlich lange einwirken (über 36 Stunden), wenn die Contour glatt sich darstellen soll. Doch tritt durch seine Einwirkung keine derartige Schrumpfung ein, wie wir sie nach der Behandlung mit Chromsäure kennen gelernt haben.

Am undeutlichsten und verwaschensten erscheinen die Contouren bei der Untersuchung im frischen Zustande, wenn sich in einem solchen Präparate überhaupt eine gut erhaltene Zelle findet, was ja, wie schon erwähnt, ungemein selten ist. (Taf. II, 28 habe ich eine solche, ziemlich wohl conservirte Zelle abgebildet.)

Was die Natur der eigentlichen Zellsubstanz, des Zellen-Parenchyms betrifft, so dürften die Ansichten der älteren Forscher Hannover[7]) und Axmann[8]),

6) Kölliker: Handbuch der Gewebelehre des Menschen, V. Aufl. 1867, p. 281.

7) Hannover, a. a. O. p. 7 u. 8.

8) Axmann: Beiträge zur mikroskop. Anatomie des Ganglien-Nervensystems 1853.

dass dasselbe eine flüssige, durch die Hülle zusammengehaltene Masse sei, worin der Kern schwimme, kaum mehr einen Vertheidiger finden.

Meinen Untersuchungen nach besteht das Zellparenchym bei den Gasteropoden aus einer zähen, eiweissartigen Grundsubstanz, die, elastisch fest, bei einem auf sie ausgeübten Druck sich ausdehnt und bei Nachlass desselben wieder ihre frühere Gestalt annimmt. Ihr Aussehen ist trüb, krümlich, nicht wie Will [9]) angibt, glashell.

In dieser eiweissartigen Masse finden sich grössere und kleinere, helle und mattglänzende Körnchen, die denselben das charakteristische, fein granulirte Ansehen geben. Diese Körnchen sind bald dichter, bald weniger dicht gefügt und bedingen dadurch die bemerkbaren Unterschiede. Ich halte diese Körnchen nicht für Fett; es kommt allerdings in den Ganglienzellen der Pulmonaten, namentlich in der oberen Abtheilung des Schlundrings von Arion empiricorum, ziemlich häufig Fett vor. Dasselbe ist aber pathologischer Natur und beruht auf einer Fettdegeneration des ganzen oberen Ganglions. —

Weiter finden sich, namentlich in den grösseren Zellen, ziemlich grosse Massen eines bräunlichgelben Pigments, dessen Helmholtz [10]) bei den Wirbellosen zuerst Erwähnung gethan hat (vgl. Taf. IV, 8). Dasselbe kommt zwar an verschiedenen Stellen vor, doch ist es beinahe regelmässig um die Austrittsstelle der Fortsätze stärker angehäuft. Dieser Fleck ist in der Mitte ganz dunkel und durch die Häufung der Pigmentkörnchen beinahe schwarz, am Rande heller und verliert sich allmählich in der Substanz der Zelle. Der Haufen, der sich an der Abgangsstelle des Ausläufers befindet, setzt sich meistens als eine einfache Reihe von Körnchen in denselben auf weite Strecken hinein fort. Buchholz [11]), der am ausführlichsten diese Frage behandelt, scheint letztere Eigenthümlichkeit nicht zu kennen; ich vermisse wenigstens sowohl in seiner Beschreibung, als in seinen Abbildungen nähere Angaben darüber. —

Ich komme nun zur Besprechung einer Frage, deren definitive Lösung von grosser Bedeutung ist, nämlich zu der von vielen Autoren beobachteten, bald unregelmässigen, bald concentrischen Streifung gewisser Zellen. Die erste derartige Angabe findet sich bei Remak [12]). Er hat bei Astacus fluviatilis eine concentrische

9) Will, a. a. O. p. 80.
10) Helmholtz, a. a. O. p. 8.
11) Buchholz a. a. O. p. 253—264.
12) Remak in Müller's Archiv 1844. p. 469.

Streifung des Zellinhaltes beschrieben. Nach ihm erwähnt Will [13]) eine solche an den Ganglienzellen von Helix pomatia, glaubt dieselbe aber auf eigenthümliche Structurverhältnisse der Membran zurückführen zu können. Bei anderen Wirbellosen haben sie Leydig [14]) (Dytiscus, Locusta, Hirudo), G. Walter [15]) (Astacus fluviatilis, Limnaeus stagnalis) und neuerdings Schwalbe [16]) (Arion empiricorum) erwähnt.

Es hat dieses eigenthümliche Verhalten zu der Annahme Veranlassung gegeben, als ob dem fibrillären Ansehen auch eine faserige Structur des Zellen-Parenchyms zu Grunde liege. Namentlich hat Boll [17]) in der jüngsten Zeit die Ansichten, die Max Schultze an verschiedenen Orten über die Structur der Ganglienzellen höherer Thiere aufstellte, auch auf die Mollusken zu übertragen gesucht. Schultze [18]) [19]) [20]) findet nämlich, dass das gestrichelte Ansehen sich zurückführen lasse auf wirkliche, aber äusserst feine Fibrillen, die die Ganglienzellen vorzugsweise zusammensetzen. Eine Protoplasma-Schicht solle concentrisch um den Kern gelagert sein, die Fibrillen sollten aus den Fortsätzen kommen und die Zelle nur durchsetzen, um in anderen Fortsätzen zu verschwinden.

Boll's Mittheilung beschränkt sich nun auf die kurze Bemerkung: »Die Ganglienzellen der Mollusken bestünden, ebenso wie bei den Wirbelthieren, aus zahlreichen in den verschiedensten Richtungen verlaufenden Fibrillen und aus körniger interfibrillärer Zwischensubstanz«.

Meiner Ansicht nach ist diese Frage, für die Wirbellosen wenigstens, noch lange nicht so weit abgeschlossen, um zu einem so entschiedenen Ausspruch zu berechtigen, und scheint es mir, dass in dieser Hinsicht noch weitere Untersuchungen angestellt werden müssen. Im frischen Zustande ist es mir nämlich niemals gelungen, eine concentrische oder unregelmässige Strichelung der Ganglienzellen nachzuweisen.

---

13) Will, a. a. O.

14) Leydig: Vom Bau des thierischen Körpers, p. 85.

15) Walter, a. a. O. p. 39.

16) Schwalbe, a. a. O. p. 60.

17) Boll, a. a. O. p. 19.

18) Max Schultze: Vorrede zu Deiters, p. XV u. XVI, 1865.

19) Max Schultze: Bonner Universitätsprogramm 1868, S. 4—6.

20) Max Schultze: Im Handbuch der Lehre von den Geweben von Stricker 1868, erste Lieferung, p. 132 ff.

Ich befinde mich in diesem Punkte zwar im Widerspruch mit Schultze *), Frommann [21]) und Stilling [22]), die bei Wirbelthieren diese Erscheinung schon an frischen Präparaten wahrgenommen haben, aber in Uebereinstimmung mit dem eigentlichen Entdecker derselben, mit Remak.

Derselbe [23]) knüpft nämlich an die Mittheilung seiner an den Ganglienzellen von Raja batis gemachten Beobachtung die Bemerkung, dass die vielstrahligen Ganglienkugeln der Retina bei Säugethieren im frischen Zustande wasserhell seien, durch Einwirkung von Sublimat, Alkohol und Chromsäure dagegen ein faseriges Aussehen erhielten.

Auch Metzler [24]) schiebt die Streifung der Zelloberfläche auf eine durch Chromsäure bewirkte Faltenbildung, da sie an frischen Nervenzellen fehle. In gleicher Weise spricht sich Jolly [25]) aus, der ebenfalls die bewusste Strichelung an frischen Zellen nicht wahrnehmen konnte.

Ich habe nun allerdings dieses fibrilläre Aussehen an Zellen, die nach Behandlung mit irgend einem Reagens isolirt waren, nicht so selten beobachtet (vgl. Taf. II, 20—25); ich wage aber nicht, daraus allein auf eine faserige Differenzirung der Zellsubstanz zu schliessen; denn wenn dieselbe der Natur entspräche, so würde doch dieses Phänomen wahrscheinlich schon im frischen Zustande und namentlich auch viel häufiger, als es wirklich der Fall ist, sich zeigen. Es sind dies Umstände, die einen unwillkürlich zu der Annahme drängen, dass man es am Ende doch nur mit einer Wirkung des Reagens zu thun habe und dieses fibrillöse Aussehen vielleicht nur der Ausdruck von Einziehungen und Erhabenheiten an der Zelloberfläche sei.

Und in der That wird diese Auffassung wesentlich gestützt durch vergleichende Versuche, die ich nach dieser Richtung anstellte. Untersucht man nämlich die Ganglienzellen eines eben getödteten Thieres, so findet sich, wie schon erwähnt, keine Spur von Streifung. Legt man nun von demselben Ganglion in verdünnten

*) M. Schultze: Vorrede etc., p. XV.

21) Frommann: Virch. Arch. XXXI, p. 138.

22) Stilling: Neue Untersuchungen über den Bau des Gehirns und Rückenmarks 1859, p. 804.

23) Remak: Amtlicher Bericht über die 29. Versammlung deutscher Naturforscher. Müll. Arch. 1852.

24) Ad. Metzler: De medullae spinalis avium textura. Diss. inaugur., Dorpat 1855, p. 29.

25) Friedr. Jolly: Ueber die Ganglienzellen des Rückenmarks. Diss. inaug. 1867, p. 10.

Weingeist, Jodserum, Chromsäure oder Überosmiumsäure, so zeigen sich bald charakteristische Verschiedenheiten. Am heftigsten und schnellsten wirkt letztere. Schon nach einer halben Stunde tritt eine deutliche Streifung der Zellen und Fortsätze ein, während bei Behandlung mit Jodserum und Chromsäure oder doppelt chromsaurem Kali diese Wirkung erst nach 24 Stunden eintritt. Alkohol wirkt viel langsamer. Bei seiner Anwendung habe ich immer erst nach höchstens 14 Tagen ein streifiges Ansehen bemerkt, was sich dann aber durch Regelmässigkeit der Anordnung vor den anderen auszeichnete.

Ferner habe ich genau beobachtet, dass, je länger ein Präparat den Wirkungen eines Reagens ausgesetzt war, desto deutlicher sich das fibrilläre Aussehen darstellte.

Indem ich dann die Concentration der Flüssigkeiten, in denen dasselbe gelegen, controlirte, habe ich gefunden, dass mit dem Steigen der Concentration, namentlich der Chromsäure und des Alkohols, auch die bewusste Erscheinung eclatanter sich markirte.

Hier ebenso wenig, wie im frischen Zustande lässt sich an zerbröckelten Zellen etwas nachweisen, was man allenfalls als eine Zellen-Fibrille deuten könnte.

Ein Umstand, der mir auch noch Vorsicht zu gebieten scheint in der Deutung dieser concentrischen Streifung, ist der, dass auch bei der Anwendung von Reagentien dieses Verhalten nicht immer und nur an den grösseren Zellen zu beobachten ist. —

Zum Schlusse der Betrachtung der Zellsubstanz möchte ich noch eines eigenthümlichen Vorkommens erwähnen, das ich nicht gar selten bemerkte. Es zog sich nämlich der Kern, ich weiss nicht durch welche Veranlassung, zusammen und entfernte sich von der eigentlichen Zellsubstanz, so dass auf beiden Seiten ein gleich grosser heller Raum entstand, und so das Bild zu Stande kam, wie ich es in Taf. II, 23 zeichnete.

Die Zellsubstanz umschliesst von allen Seiten den Kern, und dieser birgt wieder in sich ein oder mehrere Kernkörperchen.

Betrachten wir den Kern auf seine feinere Structur, so ergibt sich vor allen Dingen, dass er im Gegensatze zu der Ganglienzelle mit einer sehr deutlichen Membran umgeben ist. Einer Kernmembran thut zuerst Hannover[26]) Erwähnung.

26) Hannover: Recherches microscopiques etc.

Derselbe gibt nämlich an, dass zuweilen der Inhalt die Höhle des Kernes nicht vollständig ausfülle, dann lasse sich ausserordentlich leicht die Membran desselben unterscheiden. Für die Mollusken bestätigt sie auch Buchholz[27]), und für ihre Existenz an den Kernen der Wirbelthier-Zellen stehen Frommann[28]) und Jolly[29]) ein.

Die »Doppel-Contour« dieser Autoren habe ich gleichfalls beobachtet; noch mehr als dieses Verhalten hat mich aber ein anderes, ganz eigenthümliches, von dem Vorhandensein einer Membran überzeugt. Ich traf nämlich bei der Untersuchung eines Präparates von Helix pomatia, das nur zwei Stunden in chromsaurem Kali gelegen war, auf höchst sonderbare Gebilde, deren Natur ich mir Anfangs durchaus nicht erklären konnte (vgl. Taf. II, 33. 34). Sie sahen aus wie Blasen, die an einer Stelle eingeschnürt sind. Von hier strahlten gegen die Peripherie der Blase radiäre Striche aus. — Drei Wochen später bot sich mir der gleiche Anblick in einem nur ganz kurze Zeit in Jodserum macerirten Präparate. Die Natur hatte aber in zwei Zellen daneben zugleich einen authentischen Commentar gegeben. Aus diesen Zellen waren nämlich die Kerne gerade im Begriff heraus zu schlüpfen und zeigten nun ganz das Bild jener Blasen, die mir früher so räthselhaft waren (vgl. Taf. II, 31. 32). Die Blasen erwiesen sich also als Kerne, die an einer Stelle eingekerbt waren. Die Striche waren die Falten, die ihre Hülle von der Einschnürungsstelle aus bildeten. Recht deutlich lässt sich übrigens auch die Membran an den Kernen erkennen, die ihren Inhalt verloren haben (vgl. Taf. II, 30). Die Leichtigkeit, mit der sich der Kerninhalt durch eine kleine Oeffnung aus der Kernblase entleert, ein Vorgang, den ich zweimal sehr deutlich verfolgen konnte (vgl. Taf. II, 29), scheint mir entschieden für eine vorzugsweise flüssige Beschaffenheit desselben zu sprechen. In dieser dickflüssigen Masse suspendirt finden sich zahlreiche Körnchen, deren Durchmesser grösser sind als die jener, die den Zellinhalt ausmachen. Durch die bedeutende Anhäufung von stärkeren Körnchen und Fettmolecülchen stellt sich der Kern viel dunkler dar, wie die Zellsubstanz. Diese Körperchen sind bald gleichmässig vertheilt, bald hin und wieder zu Gruppen zusammengedrängt, wodurch die verschiedene Schattirung hervorgerufen wird.

Der Kern ist im Verhältniss zur Ganglienzelle sehr gross, viel bedeutender, als dies bei den Wirbelthieren der Fall ist. Der grösste, der mir zur Beobachtung

27) Buchholz, a. a. O. p. 241—246.
28) Frommann: In Virch. Arch. XXXI.
29) Jolly, a. a. O. p. 12.

kam, ass im Längsdurchmesser 180 μ, im Querdurchmesser 100 μ (vgl. Taf. IV, 7). Von diesem enormen Umfang bis zu 2 μ herab wechselt die Grösse, die jedoch in den meisten Fällen in einem bestimmten Verhältniss zu dem Umfang der Zelle steht.

Die Form des Kerns hängt, wie bei der Zelle, viel von den Untersuchungsmethoden ab. Im frischen Zustande ist er kugelrund. Erst nach Behandlung mit Reagentien nimmt er eine andere Gestalt an und zwar nur in Ausnahmsfällen eine von der Zelle verschiedene.

In derselben liegt er meist centrisch. — Zwei Kerne in Einer Zelle kommen sehr selten vor, doch sind sie sicher beobachtet. Ich selbst habe zwei Zellen, eine von Arion und eine von Helix, wahrgenommen (vgl. Taf. IV, 13. 14), an denen mit grosser Bestimmtheit zwei Kerne nachzuweisen waren. Zwei Kerne in den Ganglienzellen der Wirbellosen erwähnen Ehrenberg[30], Lebert und Robin[31] und Faivre[32]. Erstere beiden Forscher wollen auch 3 Kerne gesehen haben. —

Der Kern schliesst ausser den oben genannten Körnchen auch noch grössere Gebilde ein, die durch ihre starke lichtbrechende Eigenschaft in die Augen fallen.

Die Kernkörperchen, deren Zahl zwischen 1 und 13 variirt (und zwar so, dass in der Regel einer grösseren Zelle auch eine grössere Anzahl Kernkörperchen zukommt), zeigen gleichfalls bedeutende Differenzen in der Grösse.

Das grösste (Längsdurchmesser 7 μ, Breitendurchmesser 5 μ) beobachtete ich in Taf. III, 7; ferner ist zu bemerken, dass, wenn sich auch in einem Kerne mehrere Kernkörperchen finden, dieselben äusserst selten an Grösse gleich sind. Auch die Form ist nicht immer gleich rund, sondern ziemlich häufig oval. Ihre Lage im Kerne ist so ausserordentlich wechselnd, dass sich eine Regel darüber gar nicht aufstellen lässt; ist nur ein Kernkörperchen vorhanden, so liegt es ebenso häufig central wie excentrisch.

Eine weitere Frage ist die nach dem Aggregat-Zustande eines solchen Gebildes.

Ich halte dasselbe nicht, wie viele Autoren, für ein mit Flüssigkeit gefülltes Bläschen, sondern sehe es für ein Klümpchen einer festeren Masse an, die sowohl chemisch als physikalisch von der Kernsubstanz verschieden ist.

---

30) Ehrenberg, a. a. O.
31) Lebert und Robin, a. a. O.
32) Faivre, a. a. O. p. 60.

Dass der Kernkörper aus einer ziemlich soliden Masse bestehen muss, davon überzeugte mich die ganz unerwartete Wirkung eines Gemisches von kaustischem Natron und Essigsäure. Ich setzte diese Mischung, die aus etwa gleichen Theilen beider Reagentien bestand, zu einem Präparate, das durch Zerzupfen eines 4 Wochen in Alkohol gelegenen Objectes gewonnen war: die Folge war, dass die Kernkörper aller grösseren Zellen vom Centrum aus in kleine mosaikähnliche Stückchen zersprangen (vgl. Taf. II, 27). Warum es nur an diesem Präparate gelang, die Kernkörperchen zu zerklüften, dafür weiss ich eine Erklärung nicht anzugeben. —

Stilling[33]) hat an dem Kernkörperchen bekanntlich 3 Schichten beschrieben. Ich habe trotz der Anwendung sehr starker Vergrösserungen etwas Aehnliches bei den Mollusken nicht wahrnehmen können.

An den grösseren finde ich in der Regel nur eine runde, manchmal ovale hellere Stelle, die man, je nach der Einstellung des Focus, ebenso gut für einen Hohlraum als für ein Körnchen ansehen kann. Mauthner hat dasselbe als Nucleololus beschrieben. —

Jede Ganglienzelle schickt einen oder mehrere Fortsätze aus.

Ich stimme hierin mit G. Walter[34]), Buchholz[35]) und fast allen neueren Beobachtern, gegenüber der älteren Anschauung, überein; dieselben sprechen sich mit grosser Entschiedenheit gegen fortsatzlose Zellenformen aus. Auch mir sind apolare Ganglienzellen niemals vorgekommen, oder wenn es so schien, so liess sich immer die Stelle nachweisen, an der ein Fortsatz abgerissen war. Weitaus die grösste Mehrzahl der Zellen der Gasteropoden nun ist unipolar; dieser eine Fortsatz bleibt entweder ungetheilt (vgl. Taf. I, 10; IV, 1. 7. 8. 15) oder theilt sich früher oder später (vgl. Taf. I, 9; Taf. III, 1. 2. 3. 4. 6. 8). Beide Arten können während ihres Verlaufes feine Fäserchen abgeben (vgl. Taf. I, 1. 2. 3. 9; IV, 9; VI, 4), die auch von der Zelle selbst ihren Ursprung nehmen können (vgl. Taf. I, 4. 6).

In Betreff der ersten Form muss ich Buchholz[36]) und Waldeyer[37]) gegenüber bemerken, dass ich Fortsätze von ziemlich grossen Zellen auf sehr weite

---

33) Stilling: Neue Untersuchungen etc. 1859, p. 786 u. 787.
34) Walter, a. a. O. p. 52.
35) Buchholz, a. a. O. p. 304.
36) Buchholz, a. a. O. p. 272.
37) Waldeyer, a. a. O. p. 218.

Strecken hin verfolgen konnte (z. B. Taf. I, 10; IV, 1. 7. 8), ohne dass sich eine Theilung an ihnen bemerkbar gemacht hätte. Ich schliesse daraus, dass es wirkliche unipolare Zellen gibt, nicht allein dem Habitus, sondern auch der physiologischen Bedeutung nach. Von den kleineren Formen wird es von beiden Autoren ohnehin nicht bezweifelt.

Die Fortsätze der zweiten Art theilen sich entweder einfach gablig oder sie gehen in mehrere Aeste aus. Ich habe bis zu fünf beobachtet (vgl. Taf. I u. III).

Die bipolaren Zellen sind zwar seltener als die unipolaren, kommen aber doch viel häufiger vor, als man früher annahm, und als die multipolaren. Die Fortsätze der bipolaren Zellen treten entweder an demselben Pole aus (vgl. Taf. I, 7; II, 17. 25) oder an verschiedenen (vgl. Taf. II, 1. 2. 3. 5. 7. 8. 12. 13. 15. 16. 20; Taf. I, 5; Taf. IV, 12). —

Es war mir auffallend, dass von diesen beiden Fortsätzen sehr häufig (vgl. II, 17. 25; IV, 12) der eine ein von dem anderen ganz verschiedenes Aussehen hatte. Er zeigte sich nämlich zarter, heller, durchsichtiger, scheinbar homogener: während jener dicker granulirt, nicht so glänzend erschien. Ob dieses Aussehen auch eine functionelle Verschiedenheit andeutet, ist schwer zu sagen. Einstweilen habe ich vergebens versucht, das Schema, das Deiters für das Rückenmark der Säugethiere aufgestellt hat, an den Zellen der Mollusken nachzuweisen.

Die Zellen mit mehr als zwei Fortsätzen, die multipolaren sind sehr selten (vgl. Taf. I, 11; II, 4. 6. 10). Mehr als 5 Fortsätze habe ich niemals beobachtet (vgl. Taf. I, 2 u. 8). Die bipolaren, multipolaren und die kleineren unipolaren finden sich stets gegen das Centrum des Ganglions hin vertheilt, während die grösseren unipolaren Zellen fast immer die Randzone einnehmen.

Die Verbindung der Fortsätze mit den Ganglienzellen kann auf zweierlei Weise geschehen. Die Faser entspringt entweder von dem Kernkörper, ein Verhalten, was ich seiner wichtigen Beziehung zu den Nervenfasern wegen erst bei der Betrachtung dieser Frage eingehender besprechen werde, oder aus der Zellsubstanz, und erweist sich sonach als einfache Verlängerung des Parenchyms.

Der Austritt der Fortsätze, namentlich aus den grösseren Zellen, geschieht kegelförmig, die Basis dieses Kegels kann mehr oder weniger gross sein. Die Grössenunterschiede derselben hängen vom Umfange der Ganglienzellen und der Breite der Fortsätze ab; doch können auch schwache Fortsätze mit ganz breiter Basis entspringen (Taf. IV, 2) und umgekehrt. Man nahm früher allgemein an, dass die

Nervenzellenfortsätze auch bei den Wirbellosen Cylinder darstellten. Ich habe mich aber auf das Bestimmteste überzeugt, dass dieselben plattgedrückte und mitunter sehr breite Bänder seien.

Die Faltenbildung an manchen derselben (Taf. IV, 15; ein Bild, welches sich ziemlich oft zeigt) spricht am deutlichsten für diese Ansicht. Die Breite dieser Bänder ist sehr verschieden.

Allerdings entspricht für gewöhnlich einer grösseren Zelle auch ein stärkerer Fortsatz, aber es kommt doch auch vor, dass eine ganz bedeutende Zelle einem verhältnissmässig schwachen Ausläufer den Ursprung gibt, und umgekehrt eine gar nicht grosse Zelle oft einen sehr breiten Fortsatz aussendet (Taf. IV, 7).

Gehen mehr als ein Fortsatz aus einer Zelle, so sind dieselben niemals gleich breit. —

Es ist hier der Ort, auf ein eigenthümliches Verhalten aufmerksam zu machen, das ich aber nur in Einem Präparate von Limax ater beobachtete. Es bildeten sich nämlich an den Ausläufern der kleineren unipolaren Zellen Varikositäten aus; die Contour derselben zog sich bald ein, so dass fast kein Zwischenraum an dieser Stelle wahrgenommen werden konnte, bald bauchte sie sich aus (Taf. IV, 5. 6). Das Präparat war nach 28stündigem Liegen in $^1/_{30}$ % chromsaurem Kali durch Zerzupfen gewonnen worden. —

Ich habe weiter oben bei der Betrachtung der unipolaren Zellen gesagt, dass es Fortsätze gibt, die sich nicht theilen, und habe angeführt, dass ich Ausläufer auf sehr weite Entfernungen verfolgen konnte, an denen keine Theilung wahrzunehmen war. Man könnte dagegen einwenden, dass solche Fortsätze vor ihrer Endigung immer noch sich theilen könnten. Aber ein Umstand, der auch für die multipolaren Zellen bemerkenswerth ist, dürfte meine Annahme doch bestätigen.

Ich konnte nämlich an einer Reihe von Fortsätzen beobachten, wie sie immer schmäler und feiner wurden und zuletzt in eine ganz dünne Fibrille ausliefen (z. B. Taf. I, 10), an der man kaum mehr eine Theilung annehmen konnte. Ueber die Bedeutung, die man diesen feinen Fibrillen beilegen kann, werde ich bei der Frage des Verhältnisses von Ganglienzelle und Nervenfaser ausführlicher meine Ansichten darzulegen suchen; hier will ich nur hervorheben, dass in dem Auffinden dieser feinsten Fasern, die durch Schmälerwerden des Hauptfortsatzes entstanden, gerade eine Garantie liegt für meine Behauptung, dass es auch Fortsätze gäbe, die sich in keiner Weise theilen. Aber ich habe noch besondere Aufmerksamkeit dieser auf-

fallenden Erscheinung zugewendet, und kam stets zu dem Resultat, dass diese Ausläufer keine Spaltung und Theilung erfahren.

In Betreff der feineren Structur der Ganglienzellen-Ausläufer wurde schon gesagt, dass sie die unmittelbaren Fortsetzungen der Zellsubstanz seien.

In der Mehrzahl der Fälle zeigen sie sich auch granulirt, ein Verhalten, das bei ihrem Austritt aus der Zelle am stärksten hervortritt. In dem weiteren Verlauf der Fortsätze verschwinden die grösseren dunkleren Körnchen zusehends und gewinnen dadurch jene ein ganz schwach granulirtes (Taf. III, 7; IV, 15) oder fast homogenes Aussehen.

Nicht gar selten habe ich an ihnen eine feine Längsstreifung (Taf. II, 20—25) bemerkt, deren schon Will[38]) bei Wirbellosen Erwähnung thut. Dieser Autor fügt als Erklärung dieses Phänomens hinzu, dass die Fortsätze aus $^1/_{500}$‴ feinen Fasern bestehen sollen, und Frommann[39]), der dies Verhältniss an den Ganglienzellen des Rückenmarks gleichfalls beobachtete, geht sogar so weit, eine Zählung dieser Fibrillen im Kalbsrückenmark (17—2 in einem Fortsatz) zu versuchen.

Meiner Ansicht nach fällt die Lösung dieser Frage mit der über die fibrilläre oder nicht fibrilläre Structur der Zellsubstanz zusammen; nur das glaube ich hier anführen zu müssen, dass ich ebenfalls nie im frischen Zustande oder in indifferenten Flüssigkeiten eine solche Streifung beobachtet habe, und wenn sie auftrat, gar niemals an den Bruchenden hervorstehende Fasern nachgewiesen werden konnten.

Walter[40]) erwähnt, dass die Fortsätze der kleinsten bipolaren Zellen der Mollusken nach längerem Liegen in Chromsäure in feinste Fibrillen zerfallen. Dieselbe Zerfaserung habe er an den Zellenfortsätzen von Lumbricus agricola durch Anwendung von Salpetersäure oder ganz dünnem kaustischem Natron bewirkt.

Auch Arndt[41]) gibt eine Methode an (Zerzupfen in Serum mit nachträglichem Zusatz von Chloroform oder Benzin), wodurch sich die Fortsätze der Ganglienzellen an den Bruchenden in Fibrillen auflösen sollen.

Ich habe das Verfahren der beiden genannten Forscher mit Ausdauer in

38) Will, a. a. O. p. 79, 1844.

39) Frommann: Virch. Arch. Bd. XXXI, 1864.

40) Walter, a. a. O. p. 40.

41) Arndt: Studien über die Architektonik der Grosshirnrinde des Menschen Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. IV, 1868, p. 494.

Anwendung gezogen, bin aber ebenso wenig wie Buchholz [42]) und Waldeyer [43]) zu einigermassen ähnlichen oder gar zu bestätigenden Resultaten gekommen. —

Anastomosen zwischen benachbarten Zellen durch kürzere oder längere Ausläufer, wie sie Waldeyer [44]) beschreibt und abbildet, oder wie Walter [45]) sie geradezu als Regel aufstellt, habe ich weder an Schnitten, noch an Zerzupfungs-Präparaten entdecken können. —

Capitel IV.

Nervenstämme und Nervenfasern bei den Gasteropoden.

1. Nervenstämme.

Indem ich nun auf die Besprechung der Nervenfasern unserer Thiere übergehe, will ich vorher noch die Art und Weise, wie dieselben zu Nervenstämmen geordnet sind, und die Beschaffenheit der letzteren selbst etwas näher in Betracht ziehen.

Vor Allem fällt uns die überaus starke Scheide auf, mit der alle Stämmchen umgeben sind.

Am besten lässt sich die Structur derselben studiren, wenn sie mittelst Essigsäure von den Nerven abgezogen und auf dem Objectglas ausgebreitet wurde. Man erkennt leicht, dass derselben ein ziemlich derbes bindegewebiges Gerüste zu Grunde liegt, in welchem sich zahlreiche grössere und kleinere Kerne eingestreut finden (Taf. V). Von diesen Kernen gehen häufig ganz feine Ausläufer aus, die sich wieder verästeln.

In den Commissuren nehmen die Kerne häufig den Charakter von Zellen an, indem sich deutlich ein Kern mit Kernkörper unterscheiden lässt. Dieselben treten namentlich nach Zusatz von verdünnter Essigsäure sehr prägnant hervor (Taf. V, 11).

42) Buchholz, a. a. O. p. 297.
43) Waldeyer, a. a. O. p. 224.
44) Waldeyer, a. a. O. Taf. VIII, 6. 7.
45) Walter, a. a. O. Taf. III, 10. 14. 15. 17.

Auffallend ist der grosse Reichthum der Scheide an Fett. Dasselbe findet sich in grösseren und kleineren Tröpfchen ungleichmässig vertheilt vor. —

Von dieser Hülle eingeschlossen verlaufen nun die Nervenfasern, aber nicht etwa unmittelbar neben und über einander gelegt, sondern eingebettet in eine Zwischensubstanz, die im frischen Zustande durchsichtig ist, nach längerem Liegen in Reagentien aber ein trüb granulöses Ansehen gewinnt.

Ich glaube mich von der Existenz dieser feinkörnigen, im frischen Zustande zähflüssigen Zwischensubstanz auf das Bestimmteste, sowohl an Zerzupfungs-Präparaten (Taf. V, 5) als an Durchschnitten, überzeugt zu haben. Dazwischen eingelagert und in den Fällen sehr deutlich wahrnehmbar, in welchen jene Zwischenmasse durch Druck auf das Deckglas oder Verdunstung der Flüssigkeit aus den Nervenstämmen herausgepresst wurde, finden sich auch grössere Körnchen.

Ich halte diese Masse für identisch mit jener, die in den Nervencentren zwischen den Zellen, den Fortsätzen und den Nervenfasern vorkommt. Buchholz[1]) ist derselben Ansicht, nur glaubt er, dass dieselbe im Leben seröser Natur und das punktirte körnige Aussehen Gerinnungsproduct sei. Dieser Anschauung kann ich insofern nicht ganz beipflichten, als ich auch an ganz frischen, aus dem kaum getödteten Thiere entnommenen Präparate jene leicht körnige Anordnung bemerkt habe; allerdings erschien mir in diesem Falle das Ganze viel heller und durchsichtiger. —

Die Nervenfasern nun, die den Hauptinhalt der Nervenstämme ausmachen, sind in einem und demselben Nerven fast nie von gleicher Stärke. Den besten Beweis dafür liefern die Abbildungen Taf. V, 1. 5. 10. 12.

Einige Male habe ich doch Fasern von nahezu gleicher Stärke in demselben Stamm gefunden (Taf. V, 3. 7). Wovon dieser Unterschied abhängig, war nicht möglich nachzuweisen; ebenso wenig konnte ich mir den Zweck des eigenthümlichen Faserverlaufs in dem Nervenstamm, den ich auf Taf. V, 3 abbildete, erklären. Es verlief nämlich ein Zug von vier ziemlich breiten Fasern innerhalb der Scheide in Spiraltouren um die übrigen Fasern. Leider war es mir nicht möglich, dieselben weiter zu verfolgen, da das Stämmchen abgerissen war. —

2. Nervenfasern.

Was nun die Nerven-Primitivfasern selbst betrifft, so sind die Schwierigkeiten, die sich ihrer Isolation und dadurch der Untersuchung bei Wirbellosen ent-

1) Buchholz, a. a. O. p. 303 u. 304.

gegenstellen, schon von Will, Buchholz und Waldeyer erwähnt. — Es ist allerdings nicht leicht, namentlich aus den peripherischen Nervenstämmen isolirte Fasern sich zur Anschauung zu bringen, da die oben erwähnte Scheide dieser Nervenstämme sehr unnachgiebig ist und bei dem Versuche, sie mit der Nadel zu zerreissen, meist ein Zerfall in Quer- statt in Längsrichtung erfolgt. Doch mit Vorsicht, bei dem Gebrauch ganz fein gespitzter Nadeln und unter Anwendung passender Reagentien (namentlich der Essigsäure zur Entfernung der Hülle) sind auch diese Schwierigkeiten zu überwinden.

Die Untersuchung im frischen Zustande ist auch für die Nervenfasern durchaus nicht zu empfehlen. Ich habe meistens die Nervenstämmchen, die kurze Zeit in ganz verdünntem Alkohol, Chlorgold oder Überosmiumsäure gelegen waren, einige Secunden der Einwirkung unverdünnter Essigsäure ausgesetzt und so die Scheide entfernt; dann nahm ich erst die Verzupfung vor, die nun viel besser gelang wie vorher.

Neuerdings habe ich auch das Chlorpalladium [2]) für diesen Zweck in Anwendung gezogen, indem ich Nerven, die 24—36 Stunden in ½ % Chlorpalladium gelegen waren, zur Untersuchung verwandte, und bin zu ganz brauchbaren Resultaten gekommen. Die hellgelb gefärbten Nervenfasern sind starrer, glänzender und stehen in einzelnen durchsichtigen Bündeln aus der Bruchstelle des abgerissenen Stammes hervor. Am zugänglichsten, weil am wenigsten dicht stehend, sind die Primitivfasern der beiden seitlichen Commissuren. Sie sind, auch wenn nicht isolirt, am deutlichsten zu erkennen. Vergleicht man nun die Primitivfasern des Centralorgans mit denen der peripherischen Nervenstämme, so ist vor Allem hervorzuheben, dass ein histologischer Unterschied zwischen denselben sich nicht nachweisen lässt.

Allen Nervenfasern der von mir untersuchten Gasteropoden fehlt eine »Schwann'sche Scheide«, und sie erscheinen als hüllenlose Axenfasern mit scharf begrenztem Rande.

Es gelang mir nicht, durch Reagentien eine Membran an denselben nachzuweisen.

Aber auch beim Zerzupfen ergab sich nichts, was man für die frühere Hülle einer Nervenfaser hätte halten können.

---

2) F. E. Schulze: Im Centralblatt f. d. med. Wiss. 1867, 13 und im Archiv für mikroskopische Anatomie III, 4 über die Anwendung desselben.

Walter[3]) bildet eine Nervenfaser von Helix adspersa ab, von der er wahrscheinlich macht, dass sie von einer feinen Membran umgeben sei. Ich habe bei diesem Thiere niemals etwas Aehnliches beobachtet.

Die erste Angabe über das Fehlen einer Hülle an den Nervenfasern Wirbelloser finde ich bei Remak[4]). Derselbe gibt an, dass den Primitivfasern der Mollusken jene dicke Scheide, der man bei den Wirbelthieren begegnet, mangele. Nach ihm kommen zwar noch einige Forscher auf die ältere Ansicht einer membranartigen Umhüllung zurück; nach den Untersuchungen von Leydig, Waldeyer und Buchholz aber dürfte über diese Frage kaum mehr eine Controverse sich erheben. —

Die Nervenfasern sind keine Cylinder, sondern besitzen die Form von Bändern oder wenigstens von plattgedrückten Cylindern.

Man kann sich von der Richtigkeit dieser Annahme leicht überzeugen: einmal durch die Faltenbildung an den breiteren derselben und dann vorzugsweise aus Querschnitten. An diesen lässt sich die erwähnte Form am prägnantesten beobachten. Ich habe solche Querschnitte namentlich an Nervenstämmen, die in Überosmiumsäure gehärtet waren, gemacht und immer das gleiche Verhalten kennen gelernt.

Es liegt nahe, bei einem so zarten Objecte eine Quetschung durch das schneidende Instrument zu vermuthen; da ich aber diese Erscheinung stets an allen Querschnitten und an jeder Primitivfaser wahrgenommen habe, meine Ansicht überdiess auch noch durch die Angaben Leydig's[5]), der diese Beobachtung an den meisten Wirbellosen gemacht hat, unterstützt wird, so ist, glaube ich, die Annahme, als hätte man es hier mit einem Kunstproduct zu thun, auszuschliessen.

Von dieser geraden, gestreckten Form unterscheidet sich deutlich eine andere, die in gleichmässigen, korkzieherartigen Windungen aufgerollt erscheint (vgl. Taf. V, 9 u. VI, 1 *a*).

Dieselben gehören vorzugsweise den Nervencentren an, obwohl sie sich auch in peripherischen Nerven finden. Ich habe sie in jedem Präparate in beschränkter Anzahl nachweisen können.

Auch unter diesen Fasern finden sich bemerkbare Unterschiede in der Breite (0,5—3 μ). Als ich zum ersten Male diese eigenthümlichen Gebilde wahrnahm, vermuthete ich, da meines Wissens noch kein Beobachter auf diese gleichmässigen

3) Walter, a. a. O. Taf. III, Fig. XVIII *d*.

4) Remak: In d. Observat. anatom. etc. 1838.

5) Leydig: Ueber das Nervensystem der Anneliden. Müll. Arch. 1862, p. 12.

Windungen aufmerksam gemacht, ein Artefact, eine Wirkung des Reagens. Um dies zu erproben, legte ich gestreckte Fasern in dieselben Reagentien, von deren Einwirkung ich jene ungewöhnliche Form abgeleitet hatte; aber ich kam immer zu negativen Resultaten: d. h. ich konnte eine Aenderung der Form dieser gestreckten Fasern in jene gleichmässig gewundenen nicht hervorrufen. Da nun ihr Verhalten gegen Chlorgold gar keinen Zweifel über ihre Nervosität zulässt, so scheint es, dass man es hier mit einer Nervenfaser, die in einer ganz bestimmten Form auftritt, zu thun hat.

Ob mit dieser verschiedenen Gestalt auch eine besondere physiologische Bedeutung verbunden ist, darüber müssen spätere Untersuchungen Aufschluss geben.

Was die Breiten-Unterschiede der Nervenbänder betrifft, so gebe ich zunächst jene der seitlichen Verbindungsstränge. Ich habe hier keine Faser getroffen, deren Durchmesser über 4 μ gross gewesen wäre. In den Nervencentren und den peripheren Stämmen finden sich ausserdem Fasern von unmessbarer Feinheit; es sind dies jene Fäserchen, die Waldeyer[6]) Axenfibrillen genannt hat. Aber auch hier kommen nur einzelne Fasern vor, deren Breite mehr als 4 μ betrug. —

Ich wende mich nun zur Erörterung des Wenigen, was sich über die feinere Structur der Nervenfasern sagen lässt.

Die Nervenfasern der Mollusken bestehen aus einer festweichen, elastischen, homogenen Masse von schwach glänzendem Aussehen, die in all ihren Eigenschaften mit jener eiweissartigen Grundsubstanz, aus der sich die Ganglienzellen aufbauen, übereinstimmt. Ein Nervenmark, wie es die markhaltigen Nervenröhren der Wirbelthiere auszeichnet, findet sich bekanntlich bei den Gasteropoden nicht, und sind also diese Fasern sowohl in den Nervencentren als die peripherischen durchaus den hüllenlosen Axencylindern der höheren Thiere gleich zu setzen. Durch die Annahme der Nichtexistenz einer Schwann'schen Scheide muss natürlich auch die ältere Ansicht, dass der Inhalt der Nervenfasern aus einer flüssigen Masse bestehe, fallen. Denn eine flüssige Substanz ohne umhüllende Membran ist geradezu undenkbar. —

Die Primitivfäden sind aber auch nicht starr und unbeweglich, sondern, und das namentlich im frischen Zustande, halbweich und dehnbar: wenn man z. B. unter der Lupe Nervenstämmchen verzupft, so sieht man häufig an einer Rissstelle,

6) Waldeyer, a. a. O. p. 205.

die zwischen den beiden Nadeln sich befindet, die Nervenfasern sich ausdehnen und bei Nachlass der Zerrung sich wieder zusammenziehen. Recht deutlich erkennt man auch die Elasticität an frei liegenden Nervenfasern, wenn man unter dem Deckglas einen Strom Flüssigkeit vorbeileitet: Mit der grössten Beweglichkeit flottiren sie dann hin und her.

Die Nervenfasern der Gasteropoden haben im frischen Zustande ein wasserhelles, homogenes Aussehen und lassen, ausser einer feinen Granulirung in manchen Fällen, keine weitere Differenzirung beobachten. Setzt man dieselben aber einer längeren Einwirkung von bestimmten Reagentien, besonders der Chromsäure aus, so tritt Anfangs das oben erwähnte granulöse Aussehen mehr hervor, wobei sich dann deutlich einzelne Fetttröpfchen von jenen Körnchen, wie wir sie bei der Betrachtung der Zelle kennen gelernt haben, unterscheiden lassen; dauert die Einwirkung der Chromsäure noch länger fort, so bekommen manche Fasern ein ganz exquisit fibrilläres Ansehen, eine Eigenthümlichkeit, die, wie wir schon oben gesehen, bei Anwendung von Überosmiumsäure noch viel früher zur Anschauung kommt.

Es entsteht nun auch hier wieder die Frage, ob dieses streifige Aussehen nicht der Ausdruck einer fibrillären Structur sei; wiederholt hat man sich schon mit dieser Erscheinung beschäftigt, namentlich seit von vielen Seiten eine fibrilläre Beschaffenheit der Zellen angenommen wird. Einige glauben dabei zu ganz sicheren Resultaten gekommen zu sein.

Am bestimmtesten in bejahendem Sinne und zugleich am deutlichsten spricht sich Leydig[7]) darüber aus, indem er schreibt: »Bei Wirbellosen entstehen die Nervenfasern in den Nervencentren aus der Vereinigung feinster Fäserchen, wobei allerdings die Vereinigung nach der Peripherie hin so innig werden kann, dass die daraus hervorgegangene Einheit, die marklose Faser, ein anscheinend rein homogenes Aussehen hat.«

Auch Waldeyer[8]) stimmt im Ganzen mit Leydig überein und schlägt zugleich vor, die Fasern je nach ihrer Breite und Zusammensetzung primäre, secuncundäre etc. Fibrillenbündel zu nennen.

Eine Aggregirung aus jenen letzten Formelementen hält auch Walter[9]) für

7) Leydig: Vom Bau etc. p. 92.
8) Waldeyer, a. a. O. p. 205.
9) Walter, a. a. O. p. 50.

die Regel. Als Stütze dieser Behauptung führt er das Zerfallen in Fibrillen nach der Einwirkung von Chromsäure, Natron und Salpetersäure an.

Boll [10]) geht über diese bedeutungsvolle Frage sehr kurz hinweg, indem er nur die Ansicht M. Schultze's über eine fibrilläre Structur des Axencylinders der Wirbelthiere auf die Mollusken überträgt, dadurch allerdings die Angaben Leydig's bestätigt.

Diesen Anschauungen nun tritt hauptsächlich Buchholz [11]) auf das Bestimmteste entgegen: »Es biete sich in den zu beobachtenden Erscheinungen nichts dar, woraus sich schliessen lasse, dass die breiten Axenbänder etwa selber als Bündel feinster Fasern anzusehen seien, dieselben entstünden im Gegentheile niemals aus der Verschmelzung feinster Fäserchen.« Also gerade das, was Leydig als die Regel aufstellt, erklärt Buchholz für niemals vorkommend. — Ich gestehe nun, dass die Ansicht Leydig's sehr viel Verlockendes hat, aber meine schon oben erwähnten Beobachtungen, dass sich Fibrillen immer erst nach langem Liegen der Fasern in Reagentien wahrnehmen lassen, dass ferner Verwechselungen mit Faltenbildungen der Oberfläche (in Folge der Schrumpfung) fast nicht zu vermeiden sind, und dass endlich, auch mit Hülfe starker Vergrösserungen, an Bruchstellen keinerlei hervorstehende Fibrillen zu finden sind, veranlassen mich, vorerst auf die Seite von Buchholz zu treten; denn wenn Arndt und Walter anführen, mit Hülfe von Salpetersäure, kaustischem Natron, Chloroform oder Benzin eine Parallelzerfaserung der Nervenfibrillen gesehen zu haben, so kann ich nur sagen, dass mir bei den Gasteropoden Derartiges niemals vorkam trotz der grössten Ausdauer in Anwendung dieser Reagentien.

Ich habe ferner absoluten Alkohol mit nachfolgendem Zusatz von Essigsäure, Schwefelsäure oder Salzsäure angewandt, kurz und gut alle nur denkbaren Variationen in dieser Richtung eintreten lassen, aber immer den gleichen negativen Erfolg gesehen.

Gleich mir haben auch Waldeyer [12]) und Buchholz [13]) bei den Mollusken keine Spaltung wahrgenommen. In demselben Sinne sprechen sich Deiters [14]) und Kölliker [15]) für den Axencylinder der Wirbelthiere aus.

10) Boll, a. a. O. p. 19.
11) Buchholz, a. a. O. p. 296.
12) Waldeyer, a. a. O. p. 198 u. 208.
13) Buchholz, a. a. O. p. 297.
14) Deiters, a. a. O. p. 110, 111.
15) Kölliker, a. a. O. p. 244.

Man muss zwar einräumen, dass die Annahme einer fibrillären Structur der Nervenfasern a priori sehr nahe liegt: In dem Ganglion gehen aus einer feinfaserigen Substanz breite Fasern hervor. Diese der grauen Substanz des Gehirns ähnliche dicht verflochtene Schichte entsteht vorzugsweise durch den Zerfall der Nervenzellenfortsätze in feinste Fasern.

Wenn sich nun aus diesem Gewirr durch Vereinigung breite Fasern entwickeln, so werden diese wahrscheinlich aus feineren Elementen zusammengesetzt sein, aber es ist möglich, dass die Vereinigung zu einer breiten Faser gleich ist einer Verschmelzung, und ist ferner zu bemerken, dass nicht alle Fasern auf diese Weise entstehen, da, wie wir später noch sehen werden, Zellenfortsätze in ziemlicher Zahl unverändert die erwähnte graue Schichte passiren und als Nervenfasern in die Stämme eintreten. —

Es wurde an den sogenannten »kolossalen« Fasern von Astacus durch Remak [16]), Häckel [17]) und Andere ein Axencylinder, resp. Axenfibrillenbündel nachgewiesen; Aehnliches haben Leydig [18]) und Waldeyer [19]) an den Nervenfasern der Käfer beschrieben: Bei den Gasteropoden habe ich ein derartiges Verhalten nicht gefunden.

Theilungen der Nervenfasern sind gewöhnlich. Auf Taf. V, 4. 6 habe ich Theilungen abgebildet. Namentlich ist Fig. 6 sehr bemerkenswerth, da sowohl die Nervenfaser und ihre Theiläste auf eine sehr weite Entfernung isolirt zu verfolgen waren, als auch von beiden Theilen ganz feine, spitzig zulaufende Fäserchen in grosser Anzahl abgegeben wurden.

Von einem Kern an der Theilungsstelle, wie ihn Leydig [20]) und Boll [21]) gesehen haben und abbilden, habe ich bei unseren Thieren nie etwas bemerkt. —

16) Remak: In Müll. Arch. 1846.
17) Häckel: Ueber die Gewebe etc. Müll. Arch. 1857.
18) Leydig: Vom Bau etc.
19) Waldeyer, a. a. O. p. 207.
20) Leydig: In der Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie 1851, III.
21) Boll, a. a. O. p. 20.

Capitel V.

Verhältniss der Ganglienzellen zu den Nervenfasern.

Nachdem ich im Vorausgehenden die feineren Structurverhältnisse der Elementarbestandtheile des Nervensystems unserer Thiere an und für sich betrachtet habe, bleibt mir nun übrig, das gegenseitige Verhältniss dieser Elemente eingehender darzulegen.

Nirgends sind die Meinungsverschiedenheiten so gross und dabei so vielseitig, als gerade in Bezug auf diese Frage. Schuld daran ist die Schwierigkeit der Untersuchung dieser feinen, zerbrechlichen Objecte und die complicirte Anordnung der Verhältnisse; denn so einfach, wie frühere Forscher annahmen, ist das Centralnervensystem denn doch nicht gebaut; z. B. sind auch mir Thatsachen zur Hand, die der Durchführung eines und desselben Schemas für alle Fälle entschieden widerstreiten. Dieselben zwingen mich vielmehr, einen doppelten Uebergang der Fortsätze in Nervenfasern anzunehmen: einen directen und einen indirecten.

Directer Uebergang.

Es unterliegt gar keinem Zweifel, dass gewisse Nervenzellen ihre Fortsätze unmittelbar in Nervenstämme hineinschicken, namentlich halte ich die schon bei anderer Gelegenheit erwähnten

Kernkörper-Fortsätze

für die Anfänge wirklicher Nervenfasern. Ueber das normale Vorkommen dieser Fortsätze vom Kernkörper aus ist der literarische Streit noch nicht geschlichtet. Von Jahr zu Jahr mehren sich die Kämpfer auf beiden Seiten. Aus diesem Umstande allein lässt sich schon auf eine besondere Wichtigkeit dieser ganzen Frage schliessen, und diese Wichtigkeit wird auch die vielleicht ermüdende Ausführlichkeit, mit der ich jetzt auf diesen Punkt eingehe, entschuldigen.

Ich möchte vor Allem hervorheben, dass ich zweifelhafte Fälle — und deren Zahl war nicht gering — gar nicht in Betracht zog und auch nicht abbildete. Die erste hieher gehörige Beobachtung nun machte ich an einem Präparate von Arion empiricorum, das 24 Stunden in verdünntem Alkohol und hierauf 4 Stunden in einer $^1/_{30}$ %-Lösung von Kali bichromicum gelegen war. Es zeigten darin zwei Zellen in der ausgesprochendsten Weise folgendes Verhalten:

Ausser dem einen auf eine ziemliche Strecke noch granulirten Fortsatz ging von der Zelle noch ein anderer von homogenerem zugleich blässerem Aussehen ab, der als heller Streif durch das Parenchym der Zelle zu verfolgen war und knopfförmig anschwellend im Kernkörperchen endigte. Bei Fig. 12 der Taf. II ging dieser Fortsatz von oben, bei Fig. 13 von unten in die Zelle, und in Fig. 14 habe ich einen Kern abgebildet, an dem noch die Faser hing, die im Kernkörper endigte. Später fand ich das gleiche Verhalten auch bei der Untersuchung von Objecten, die in doppelt chromsaurem Kali (Fig. 16) und in Jodserum (Figg. 18, 19, 20) gelegen waren.

Nachdem so viele Stimmen gegen diese Art der Verbindung zwischen Zelle und Fortsatz laut geworden waren und dieselbe für Täuschung erklärt hatten, war ich doppelt vorsichtig und suchte zuerst zu constatiren, dass die Faser auch wirklich zur Zelle gehöre und nicht etwa darunter oder darüber liege, wie bekanntlich R. Wagner[1]) und Valentin[2]) sich die Harless'schen Fasern von Torpedo[3]) zu erklären suchten: Ich übte einen schwachen Druck auf das Deckglas aus, ich verschob dasselbe und rief endlich unter demselben eine Strömung hervor: die Faser hing wirklich mit der Zelle zusammen. Diese Manipulationen gewährten auch den Vortheil, dass ich die Zellen von verschiedenen Seiten sehen und damit deutlich den Eintritt der Kernkörperfaser in das Parenchym derselben beobachten konnte.

Angewandte Reagentien endlich (kaust. Natron, Schwefelsäure und Essigsäure) lieferten auch andererseits den Beweis, dass die Faser factisch mit dem Kernkörper zusammenhing.

Ausser G. Wagener[4]), der seine Untersuchungen ebenfalls an Mollusken und ausserdem an Hirudo medicinalis und Autocostoma nigrescens machte, haben bei Wirbellosen Arnold[5]) und Owsjannikow[6]) Kernkörper-Fortsätze nachgewiesen, Arnold bei Astacus fluviatilis und Owsjannikow bei Astacus marinus.

---

1) R. Wagner: Im Handw. der Physiologie Bd. III, p. 367.

2) Valentin: Im Handb. der Physiologie Bd. II, p. 701.

3) Harless: Briefl. Mittheilung über die Ganglienkugeln von Torpedo Galvanii. Müller's Arch. 1846, p. 283.

4) G. Wagener, a. a. O. p. 455.

5) Arnold: Ueber die feineren histolog. Verhältnisse der Ganglienzellen des Sympathicus des Frosches. Virch. Arch. Bd. XXXII, 1865.

6) Owsjannikow: Recherches sur la structure intime du système nerveux de crustacès et principalement du Homard. Annales des sciences natur. de St. Petersbourg zool. Tom XV, p. 139, 1862.

Wagener[7]) hat auch Fasern vom Kerne ausgehend beschrieben und abgebildet; es gelang mir zwar in mehreren Fällen (z. B. Taf. II, 25; III, 5; IV, 12) etwas Aehnliches zu sehen, indem die Contour des Fortsatzes deutlich in die des Kernes überzugehen schien. Als ich aber durch Wendungen und Drehungen der betreffenden Zelle eine andere Lage derselben herbeigeführt hatte, so erwies sich die Sache als Täuschung, dadurch herbeigeführt, dass die Austrittsstelle des Parenchym-Fortsatzes gerade über den Kern zu liegen kam und so eine Contour in die andere überzugehen schien. — Aus meinen Beobachtungen kann ich also diese Funde Wagener's nicht bestätigen.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich gleich erwähnen, dass ich Analoga der Ansichten, wie sie Stilling[8]) in seinem grossen Werke über die feinere Structur der Ganglienzellen und deren Ausläufer vom Menschen aufgestellt hat, bei den Mollusken nicht nachweisen konnte. Ebenso wenig wollte es mir gelingen, Spiralfasern, wie sie Beale[9]) und Arnold[10]) zu gleicher Zeit am Sympathicus des Frosches beschrieben, Kollmann und Arnstein[11]) u. A. sie bestätigt haben, an den Zellen unserer Thiere wahrzunehmen. Dasselbe gilt von den Angaben Frommann's[12]) über den feineren Bau der Nervenzellen des Rückenmarks; ich konnte Aehnliches, wenigstens was die grosse Anzahl der Kernkörperfortsätze und die Zusammensetzung der ganzen Zelle aus solchen Röhrchen betrifft, bei den Wirbellosen niemals beobachten.

Ich fand immer nur Einen Kernkörperfortsatz, von dem ich also behaupte, dass er als Nervenfaser weiter verläuft, wobei ich bemerke, dass ich an demselben nie, weder eine Theilung noch das Abgehen feinerer Fäserchen wahrgenommen habe, allerdings mit der Einschränkung, dass es mir nur einmal geglückt ist, denselben auf eine grössere Entfernung verfolgen zu können (Fig. II, 12). —

Es muss zugestanden werden, dass Fortsätze der eben erwähnten Art nicht eben häufig vorkommen oder wenigstens ihrer grossen Zartheit und Zerstörbarkeit

---

7) G. Wagener, a. a. O. Taf. XXI.

8) Stilling: Neue Untersuchungen über den Bau des Rückenmarks, 1859.

9) Beale: Proceedings of the royal society of London, XIII, p. 387, 1864.

10) Arnold, a. a. O.

11) Kollmann und Arnstein: Die Ganglienzellen des Sympathicus; Zeitschrift für Biologie, II. Bd., Heft II, p. 271, 1866.

12) Frommann: Ueber die Färbung der Axen- und Nervensubstanz des Rückenmarks durch Argent. nitric. und über die Structur der Nervenzellen. Virch. Arch. XXXI.

Frommann: Zur Structur der Ganglienzellen der Vorderhörner. Virch. Arch. XXXII, 1865.

wegen nicht sehr oft zur Anschauung gebracht werden können. Am gewöhnlichsten zeigen sich die

Parenchym-Fortsätze,

die aus der Substanz der Zelle kegelförmig hervorgehen, und von denen auch eine Anzahl direct als Nervenfasern in die Stämme übergehen.

Für diese Annahme sprechen zweifellos die ausserordentlich langen Fortsätze, die ich in Taf. IV, 7 und 8 abgebildet habe. Berechnet man mit dem Mikrometer die Länge eines dieser Fortsätze und vergleicht damit jene des ganzen Ganglions, so stellt sich heraus, dass erstere, d. h. die Länge des Ausläufers, bedeutender ist als die des Ganglions, und der Fortsatz das letztere vollständig durchsetzt haben und dann in einen peripheren Stamm eingetreten sein muss.

Es ist allerdings hier schwierig, den Beweis zu führen, wo der Fortsatz aufgehört oder die Nervenfaser angefangen hat, da sich bei den Wirbellosen keine so charakteristische Uebergangsstelle wie bei den höheren Thieren (Axencylinder-Fortsatz) nachweisen lässt; ich sehe aber bei den von mir untersuchten Thieren immer jene Stelle als Uebergang an, von der aus der Fortsatz sich nicht mehr verschmälert, sondern in gleicher Breite seinen weiteren Verlauf nimmt (z. B. Taf. II, 12 *a*; IV, 7 *a* u. 8 *a*). Es war ein directer Zusammenhang, wie schon früher bemerkt, die einzige Art, wie man sich den Uebergang von Zellenfortsätzen in Nervenfasern vorstellte. Das Verdienst, diesen für Wirbellose zuerst nachgewiesen zu haben, gebührt Helmholtz [13]). Remak [14]) hatte ihn bekanntlich im Sympathicus der Wirbelthiere entdeckt und beschrieben. Ausser Helmholtz haben ihn noch Hannover, Will, Bruch und von den neueren Beobachtern Häckel, Buchholz und Boll in den schon öfter genannten Arbeiten als ausschliesslich vorkommend angenommen.

Besonders hat Buchholz [15]) mit wohlthuender Gründlichkeit seine Ansichten dargelegt; doch, glaube ich, hat er trotzdem zwei Punkte nicht genug gewürdigt: Ein Mal das Ausgehen einzelner Fortsätze in eine oder mehrere ganz feine Fibrillen, die kaum mehr direct in einen peripherischen Nervenstamm übergehen können, und ferner die Thatsache, die namentlich an gelungenen Durchschnitten sich auf das Bestimmteste darstellt, dass nämlich zwischen den Fortsätzen und den von dem

13) Helmholtz, a. a. O.
14) Remak: In Frorieps Notizen Nr. 48, 1837.
15) Buchholz, a. a. O. p. 271 u. 305.

Ganglion abtretenden Nervenstämmen eine Schaltmasse sich vorfindet, durch welche hindurch in nur ganz seltenen Fällen breite Primitivfasern sich verfolgen lassen.

Es wird durch diese Umstände entschieden eine weitere Art der Verbindung zwischen Ganglienzelle und Nervenfaser im höchsten Grade wahrscheinlich gemacht, nämlich ein

Indirecter Uebergang.

Ich glaube in Folgendem für diese Aufstellung ganz bestimmte Beweise bringen zu können.

Zerzupft man nämlich ein für diesen Zweck macerirtes Ganglion, so findet sich zwischen den einzelnen Zellen und deren Fortsätzen eine feine, körnige Masse, die besonders gegen das Centrum des Ganglions hin in grösserer Menge angehäuft ist. Es bildet dieselbe, wenn man nicht passende Reagentien, für welchen Zweck ich besonders den $^1/_5$ $^0/_0$-Alkohol empfehlen kann, anwendet, ein fast unentwirrbares Ganze. Ist es aber gelungen, mit Hülfe dieser Methode dasselbe so fein als möglich zu verzupfen, so schwindet mit dem Grade der Durchsichtigkeit des Präparates auch das Dunkel, das über demselben schwebte. Es zeigt sich, dass diese granulöse Masse durchzogen ist von einem merkwürdig feinen Fasersystem, dessen Fibrillen an dem Rande des Präparates oft auf weite Strecken hin isolirt verfolgt werden können, und die nicht selten spindelförmige Anschwellungen mit einem deutlichen Kern in der Mitte zeigen (vgl. Taf. VI, 1 *b*).

Zwischen diesen unmessbar feinen Fäserchen finden sich dann auch solche von bedeutenderem Durchmesser, die aber in weit geringerer Anzahl vertreten sind. Es fragt sich nun, woher stammen diese Fibrillen?

Dass hier ein Zusammenhang mit den Ausläufern der Zellen stattfindet, ist zweifellos. Es treten nämlich alle Zellenfortsätze convergirend in dieses körnig-faserige Centrum und verschmelzen mit ihm in der Weise, dass mit wenig Ausnahmen alle in mehr oder weniger feine Fibrillen sich theilen. Aber nicht allein diese Theiläste sind hier betheiligt, sondern auch die feinen Fäden, die häufig von den Zellen selbst (Taf. I, 3. 4. 6) und von den stärkeren Fortsätzen (Taf. I, 9; IV, 9) abgehen, helfen mit dieses Fasersystem zusammensetzen, so dass also Fasern der verschiedensten Abstammung diese Masse durchziehen. Es liegt nun nahe, da es niemals gelingt, Fasern, die auf der einen Seite eintreten, durch dieselbe hindurch und etwa auf der anderen Seite wieder heraustreten zu sehen, dass man es

mit einem förmlichen Netzwerk zu thun habe, ähnlich dem Capillarnetz der Blutgefässe.

Ich habe mich vielfach bemüht, zu ergründen, ob dieser Vorstellung auch die Wirklichkeit entspreche, mit anderen Worten: ich suchte nach Anastomosen in dieser Schaltmasse, wie sie Buchholz [16]) zur indirecten Verbindung der Zellen unter einander anzunehmen geneigt ist — aber vergebens.

Einige Male (z. B. Taf. VI, 2) habe ich für die eben vorgebrachte Ansicht sehr bestechende Bilder erhalten, bei näherer Untersuchung aber zeigte sich, dass eine Verbindung dieser Fäserchen unter einander nicht nachzuweisen war. Aber so viel erkannte ich mit grosser Bestimmtheit aus demselben Präparate und aus dem Durchschnitte auf Taf. VII, dass einige Fasern immer schmäler und schmäler werden und zuletzt frei zu endigen scheinen. An dieser Stelle häuft sich die Molecularmasse in grösserer Menge an, und jenseits derselben treten dann Fasern zu Nervenstämmen zusammen.

Es bilden sich also unleugbar in dieser Masse Nervenfasern. Dass dieselben nun durch Aggregirung feinster Reiser entstehen, wie Walter und theilweise auch Waldeyer meinen, ist zwar sehr wahrscheinlich, doch habe ich nie etwas dem Aehnliches beobachtet. Leydig nimmt zwischen diesem Fasergewirr eine formlose, nervöse Masse an und fasst Beides unter dem Namen »Punktsubstanz« zusammen.

Wenn ich ihn recht verstehe, so ist er der Ansicht, dass auch diese Zwischenmasse zu der Bildung neuer Nervenfasern beitrage. Der Umstand jedoch, dass sich diese anscheinend formlose Substanz zu ihrem grössten Theile in feinste Nervenfibrillen auflösen lässt, scheint mir eher wahrscheinlich zu machen, dass der geringe Rest von wirklicher, körniger, auch mit grösseren Kernen untermischter Masse, der noch zurückbleibt, eine Art von Neuroglia, wie sie sich in der Gehirnmasse der höheren Thiere findet, sei, in welcher jenes Fasernetz eingebettet liegt.

Dass dieselbe nur auf accidentellem Wege entstanden sei und nur aus zertrümmerten Faser- und Zellenelementen bestehe, wie Buchholz auf p. 303 meint, kann ich nicht für ganz richtig halten.

Walter [17]) erwähnt viele Anastomosen multipolarer Zellen, sowohl unter sich, als mit den grossen und kleinen unipolaren Elementen, und construirt sich daraus ein eigenes Schema über die Entstehung der Nervenfasern: Die breiten Fortsätze

16) Buchholz, a. a. O. p. 300.
17) Walter, a. a. O. p. 40.

der grossen unipolaren Zellen gingen in die multipolaren über und die Ausläufer von diesen in die kleinen unipolaren, deren Fortsätze dann erst als Nervenfasern weiter verliefen.

Waldeyer [18]) stimmt ihm hierin bei, indem er in zwei Fällen (Taf. VIII, Fig. VI u. VII) ein ähnliches Verhalten beobachtet haben will.

Es hat gegen solche Annahmen sich schon Buchholz [19]) mit aller Bestimmtheit erklärt, und ich muss auf Grund meiner Beobachtungen ein Vorkommen dieser Art für die von mir untersuchten Thiere ganz entschieden in Abrede stellen: Ich habe niemals, weder auf Durchschnitten, noch an Zerzupfungs-Präparaten eine Verbindung zwischen einzelnen Ganglienzellen oder gar Bilder wahrgenommen, wie sie Walter auf Tafel III, 17. 18. 19 von Helix adspersa als regelmässig vorkommend zeichnet. —

Schlussbemerkungen.

Fassen wir nun das über den Bau und das gegenseitige anatomische Verhältniss der Nervenelemente der untersuchten Gasteropoden Erörterte kurz zusammen, so ergibt sich:

1. Die Ganglienzellen besitzen in der Regel keine eigene Membran; nur in ganz seltenen Fällen kommt eine solche vor. Die Membran des Kernes ist leicht nachzuweisen.

2. Die Substanz der Zelle ist eine von grösseren und kleineren, bald gleichmässig, bald ungleich vertheilten Körnchen durchsetzte eiweissartige Masse, die nicht frisch, wohl aber nach Behandlung mit Reagentien eine concentrische Streifung erkennen lässt.

3. Es gibt keine apolaren Ganglienzellen bei den Gasteropoden.

4. Die Zellen mit nur Einem Fortsatz sind die zahlreichsten.

Weit seltener sind die bi- und multipolaren Zellen. Sie stehen zu den unipolaren in dem Verhältniss von etwa 1 : 8. Unter den unipolaren sind die kleineren, die nicht über 10 μ im Durchmesser haben, an Zahl entschieden überwiegend.

---

18) Waldeyer, a. a. O. p. 221.

19) Buchholz, a. a. O. p. 293.

5. Die Zellenfortsätze gehen entweder ungetheilt in eine Nervenfaser über oder sie theilen sich vorher. Diese Theilung kann auf verschiedene Weise geschehen:

Entweder spalten sich die Fortsätze in mehrere Aeste, die dann ihrerseits sich nicht mehr theilen, oder es tritt auch an diesen Aesten eine Verzweigung ein, die bis auf die feinsten Reiser sich erstrecken kann. Ausserdem gibt es Fortsätze, die nach ganz kurzem Verlaufe in einen förmlichen Büschel von Fasern zerfallen.

An jeder Gattung Fortsätze können ganz feine Fäserchen aufsitzen.

6. Directe Anastomosen zwischen zwei benachbarten Zellen, sowohl um eine einfache Verbindung, als auch um den Uebertritt einer Faser in eine dritte zu vermitteln, glaube ich nach meinen Beobachtungen als nicht existirend annehmen zu dürfen.

7. Die Fortsätze gehen in den meisten Fällen aus dem Zellenprotoplasma kegelförmig hervor; es gibt aber auch Ausläufer, die im Kernkörperchen ihren Anfang nehmen. (Diese Zellen waren immer bipolar; häufig ging der zweite Fortsatz an demselben Pole aus der Zelle.)

8. Die Nervenfasern der Gasteropoden entbehren der Schwann'schen Scheide.

9. An denselben ist weder Nervenmark noch ein Axencylinder wahrzunehmen.

10. Die Nervenfasern sind dem Axencylinder der Wirbelthiere gleich zu setzen und als homogene Bänder aufzufassen; eine faserige Structur, eine Zusammensetzung aus Fibrillen ist, obwohl manche Erscheinungen dafür sprechen, im frischen Zustande nicht nachzuweisen.

11. Der Uebergang der Fortsätze in Nervenfasern geschieht entweder direct, wobei die Fasern sowohl aus der Substanz als aus dem Kernkörper der Zelle ihren Ursprung nehmen können, oder

12. indirect, indem aus einer eingeschobenen körnig-faserigen Masse, in der sich die Fortsätze der Zellen aufs Feinste verzweigten, wahre Primitivfasern heraustreten.

Erklärung der Abbildungen.

Die römischen Zahlen bedeuten die Nummer des Systems, die arabischen die Nummer des Oculars eines Hartnak'schen Mikroskops.

(VII, 3 entspricht einer Vergrösserung von 350 u. s. f.)

Tafel I. VIII, 4.

Figg. 1—6. Helix adspersa. Ganglienzellen mit feinen und stärkeren Fasern, von der Zelle sowohl als den Fortsätzen ausgehend (14 Tage in verdünntem Alkohol).

Fig. 7. Grosse bipolare Zelle mit Theilung des einen Fortsatzes.

Fig. 8. Grosse Zelle mit fünf Fortsätzen. Die beiden schmalen hatten ein blässeres Aussehen als die übrigen.

Fig. 9. Grosse unipolare Zelle; der starke Fortsatz theilt sich in fünf Aeste, an denen wieder feine Fäserchen aufsitzen.

Fig. 10. Zelle, deren ungetheilter Fortsatz in eine ganz feine Fibrille ausläuft.

Fig. 11. Zelle mit drei verschieden starken Fortsätzen.

Figg. 7—11 sind aus dem unteren Schlundganglion von Arion empiricorum nach 24 st. Liegen in Kali bichromicum von $^1/_{30}$ % gewonnen.

Tafel II. VII, 3.

Figg. 1—10. Verschiedene bi- und multipolare Ganglienzellen von Limax maximus und Helix adspersa nach längerer (2—10 Tage) Einwirkung von $^1/_5$ % Alkohol.

Fig. 11. Kleine unipolare Zellen aus dem oberen Schlundganglion von Helix adspersa.

Fig. 12. Bipolare Zelle; der Kernkörper-Fortsatz ist auf eine ziemliche Strecke erhalten und durchbricht die Zelle von oben.

Fig. 13. Bipolare Zelle; der Kernkörper-Fortsatz tritt von unten in die Zelle.

Fig. 14. Kern mit Kernkörper und anhängender Faser.

(Figg. 12, 13, 14 sind von Limax maximus. 24 St. in $^1/_5$ % Weingeist.)

Fig. 15. Bipolare Zelle mit Kernkörper-Fortsatz.

Fig. 16. Bipolare Zelle mit Kernkörper-Fortsatz (18 St. in $^1/_{30}$ % Kali bichrom.).

Fig. 17. Bipolare Zelle mit Kernkörper-Fortsatz (Arion empiricorum 21 St. in $^1/_5$ % Alkohol).

Figg. 18, 19, 20. Kernkörper-Fortsätze an Zellen von Helix adspersa (24 St. in Jodserum).

Fig. 21. Unipolare Zelte mit Streifung der Substanz und des Ausläufers (Helix adspersa 10 Tage in $^1/_5$ % Alkohol).
Fig. 22. Unipolare Zelle mit concentrischer Streifung (Helix adspersa 3 Wochen in $^1/_5$ % Alkohol).
Fig. 23. Unipolare Zelle mit deutlicher Streifung der Substanz und des Fortsatzes. Zwischen Kern und Zelle ein heller Raum (Helix pomatia 3 Tage in Jodserum).
Fig. 24. Unipolare Zelle mit concentrischer Streifung (Hel. pom. 48 St. in 1 % Überosmiumsäure).
Fig. 25. Bipolare Zelle mit anscheinend faseriger Structur. Der mittlere Fortsatz kommt nicht aus dem Kern (Helix adspersa 3 Wochen in $^1/_5$ % Alkohol).
Fig. 26. Verstümmelte Zelle (aus dem lebenden Arion entnommen).
Fig. 27. Geschrumpfte Zelle. Das Kernkörperchen durch Zusatz von kaust. Natron und Essigsäure radiär zerklüftet (Helix adspersa 4 Wochen in $^1/_5$ % Alkohol).
Fig. 28. Frische Zelle ohne Kern von Helix pomatia (keine Streifung).
Fig. 29. Geplatzter Kern, dessen Inhalt sich zu entleeren beginnt.
Fig. 30. Kernblase, deren Inhalt sich fast ganz entleert hat.
Figg. 31, 32. Zwei Zellen, deren Kerne im Begriff sind, auszutreten.
Figg. 33, 34. Faltenbildungen an eingeschnürten Kernen.

Tafel III. VIII, 3.

Fig. 1. Grosse unipolare Ganglienzelle, deren Fortsatz sich in drei Zweige theilt (Helix adspersa 6 Tage in Jodserum).
Fig. 2. Grosse Zelle, deren verhältnissmässig schwacher Fortsatz sich bald in zwei Aeste theilt (Limax maximus 18 St. in Kali bichrom.).
Fig. 3. Theilung eines Fortsatzes (Limax maximus 18 St. in Kali bichrom.).
Fig. 4. Der Fortsatz theilt sich ganz nahe an der Zelle in zwei Aeste (Limax maximus 18 St. in Kali bichrom.).
Fig. 5. Zelle mit zwei Fortsätzen, von denen der untere sich bald theilt (Helix adspersa 12 Tage in $^1/_5$ % Alkohol).
Fig. 6. Grosse unipolare Zelle. Der Fortsatz theilt sich ziemlich spät in vier Aeste (Helix adspersa 6 Tage in Jodserum).
Fig. 7. Kolossale Zelle. Deutliche Membran. 13 Kernkörperchen (Ar. emp. 24 St. in $^1/_5$ % Alkohol).
Fig. 8. Grosse Zelle mit Verzweigung des Fortsatzes (Helix adspersa 6 Tage in Jodserum).

Tafel IV. VII, 3.

Figg. 1, 2, 3, 4. Unipolare Zellen, deren Fortsätze immer schmäler werden und bei 3 und 4 in Fibrillen ausgehen.
Figg. 5, 6. Zwei Zellen, deren Ausläufer varikös sind (Lim. ater 28 St. in $^1/_{30}$ % Kali bichrom.).
Fig. 7. Unipolare Zelle mit langem, unverzweigtem Fortsatz (Helix adspersa 6 St. in Jodserum).
Fig. 8. Unipolare Zelle mit sehr langem Fortsatz, der sehr weit das charakteristische Pigment zeigt (Helix pomatia $^1/_2$ St. in Überosmiumsäure).
Fig. 9. Unipolare Zelle mit langem Fortsatz (Arion empiricorum 24 St. in $^1/_5$ % Alkohol).
Fig. 10. Durch Liegen in Kali bichromicum gefärbte und geschrumpfte Zelle.
Fig. 12. Bipolare Zelle, deren mittlerer Fortsatz viel blässer und durchsichtiger ist wie der andere; derselbe kommt nicht aus dem Kern.

Fig. 13. Zelle mit zwei Kernen (Helix adspersa 24 St. in $^1/_5$ % Alkohol).
Fig. 14. Zelle mit zwei Kernen (Arion empiricorum 4 Tage in Kali bichrom.).
Fig. 15. Zelle mit bandartigem, gewundenem Fortsatz.

Tafel V.

Fig. 1. Nervenstämmchen der Hülle, durch Einlegen in Essigsäure beraubt (Helix pomatia frisch in Serum).
Fig. 2; VII, 4. Isolirte Nervenfaser (Helix pomatia $^1/_4$ % Chlorgold).
Fig. 3; VII, 3. Nervenstämmchen mit Hülle und eigenthümlichen spiralen Fasern (Helix pomatia $^1/_4$ % Chlorgold).
Fig. 4; VIII, 4. Theilung einer Nervenfaser.
Fig. 5; VIII, 3. Nervenstamm, an dessen Rissstelle sich Fasern von verschiedenem Durchmesser und körnige, interfibrilläre Substanz zeigen (Hel. pom. 12 St. in $^1/_4$ % Goldchloridnatrium).
Fig. 6; VIII, 4. Nervenfaser mit feinen Fäserchen, die sich theilt (Helix pomatia).
Fig. 7; VII, 3. Stück eines peripheren Nervenstammes mit ziemlich gleich starken Fibrillen.
Fig. 8; VIII, 4. Nervenfaser mit Längsstreifung (Helix pomatia 3 Tage in Jodserum).
Fig. 9; VII, 4. Strickförmig gewundene Fasern.
Fig. 10; VIII, 3. Kleines Nervenstämmchen, an dessen Rissstelle Fasern von verschiedenstem Durchmesser zum Vorschein kommen.
Fig. 11; VII, 3. Nervenfasern; aus einer Commissur mit kernhaltiger Scheide.
Fig. 12; VII, 3. Verschiedene Fasern in demselben Nerven (Hel. pom. 24 St. in 1 % Chlorpalladium).

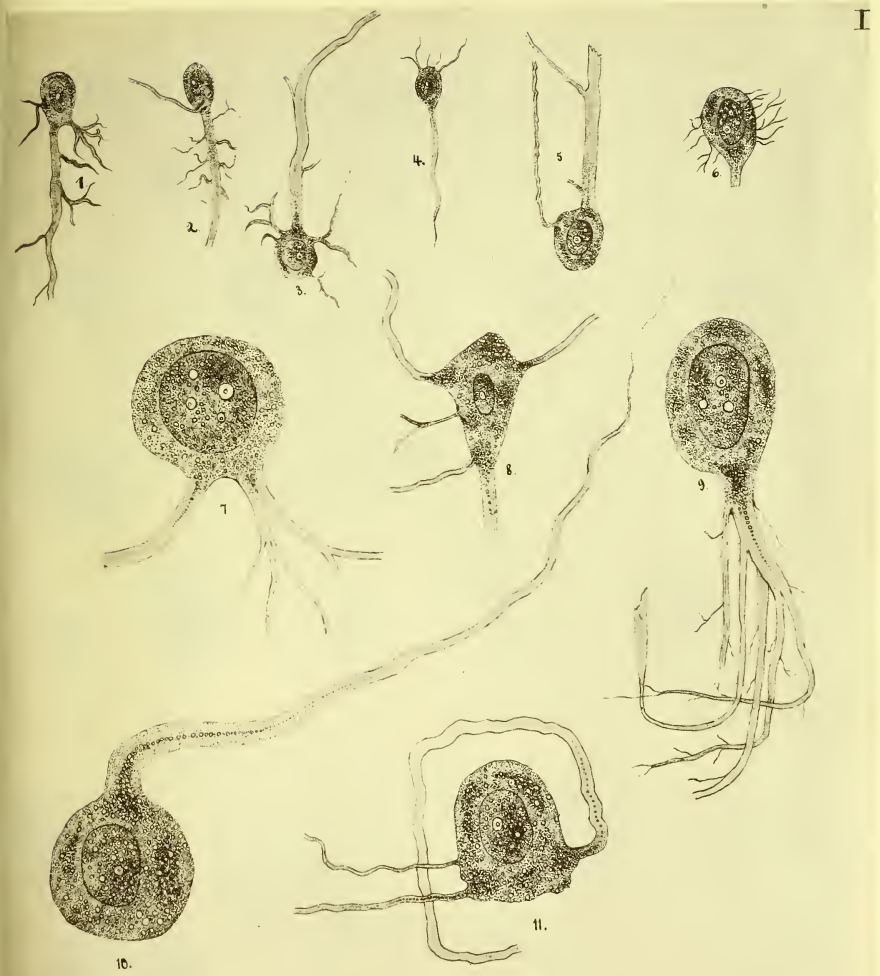
Tafel VI. VIII, 4.

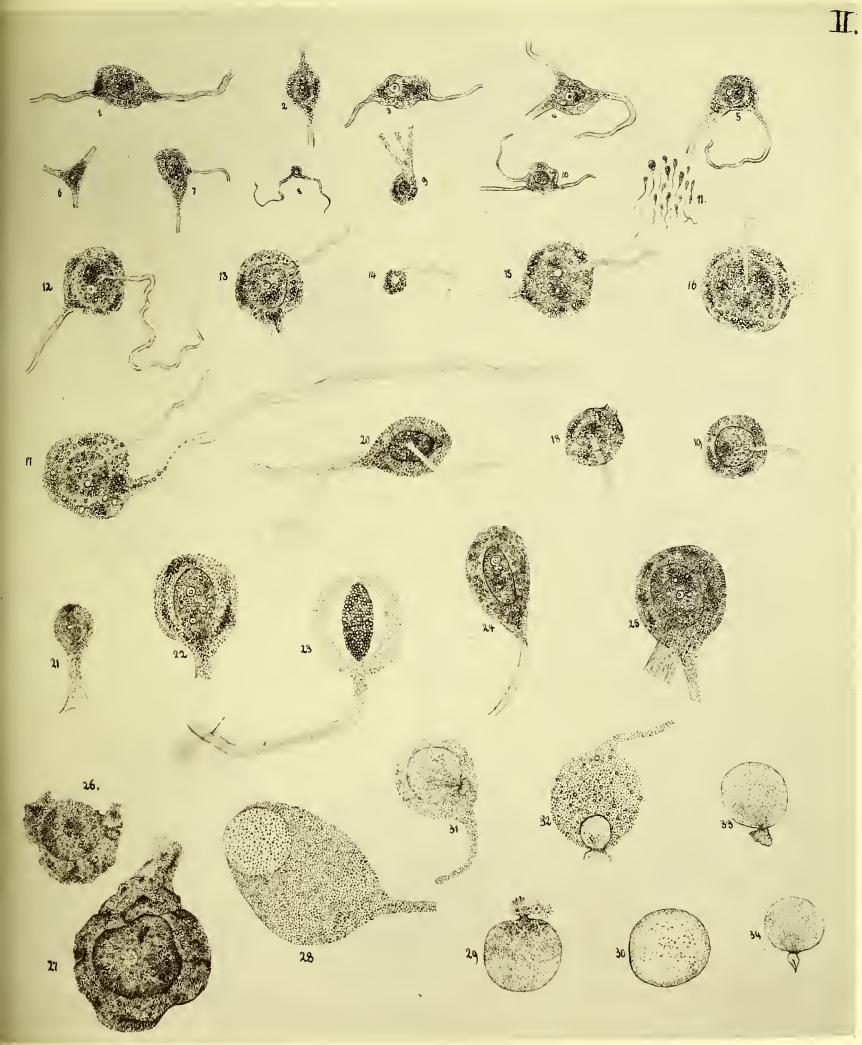
Fig. 1. Conglomerat von grösseren und kleineren Ganglienzellen, die alle ihre Fortsätze gegen ein Centrum schicken, in dem die granulirte Schaltmasse sich befindet. Aus dieser treten peripherische Fasern hervor (Hel. pom. nach 28 St. in $^1/_5$ % Alkohol).
a. Strickförmige Fasern.
b. Spindelförmige Anschwellungen an den Fäserchen.
Fig. 2. Sechs Zellen schicken ihre Ausläufer auf die granulöse Masse, wo sie sich in Fibrillen auflösen. Anastomosen dieser Fäserchen sind nicht wahrzunehmen (Lim. max. 24 St. in Kali bichromicum).
Figg. 3, 4, 5, 6. Unipolare Zellen, deren Fortsätze in feine Fibrillen ausgehen (Arion empiricorum in $^1/_5$ % Alkohol).

Tafel VII. VII, 3.

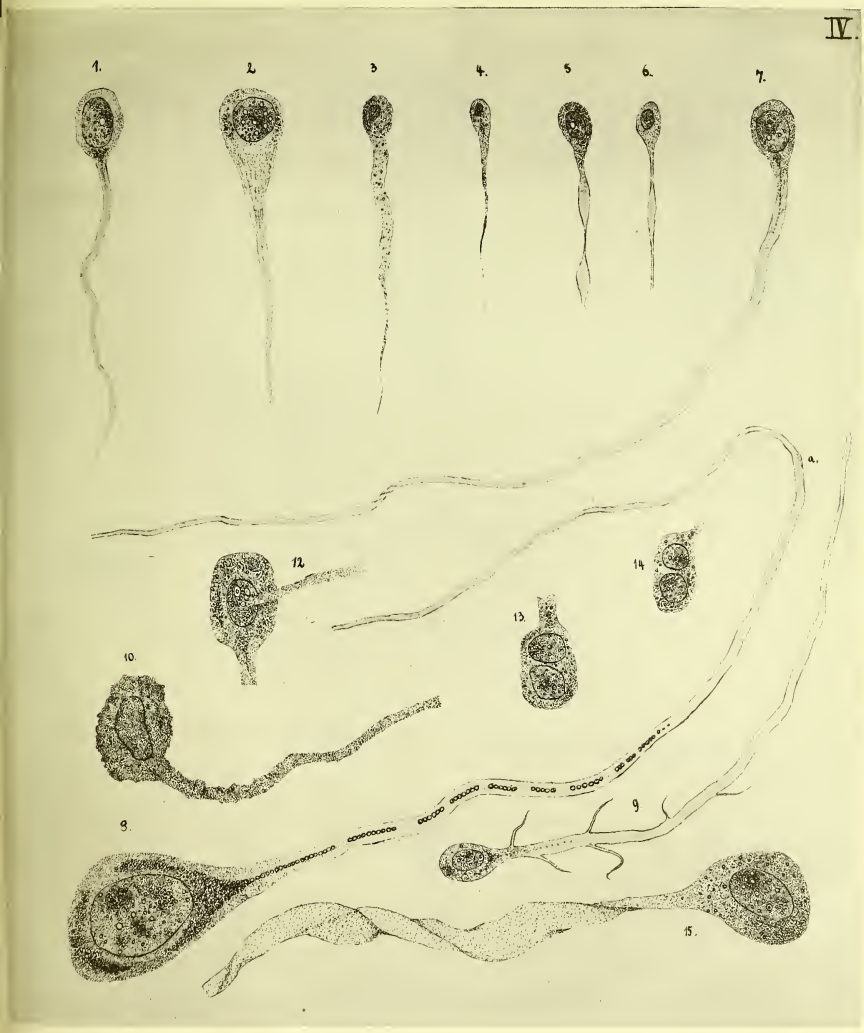
Fig. 1. Längsschnitt eines unteren Ganglions von Helix pomatia. Das Bild zeigt die Anordnung der Zellen, das Convergiren der Fortsätze, die Schaltmasse und die abtretenden Nervenstämme (Härtung in Alkohol absolut. mit nachfolgender Carminimbibition).
Fig. 2. Eine Partie kleiner unipolarer Zellen, deren Fortsätze lange Zeit parallel neben einander verlaufen.

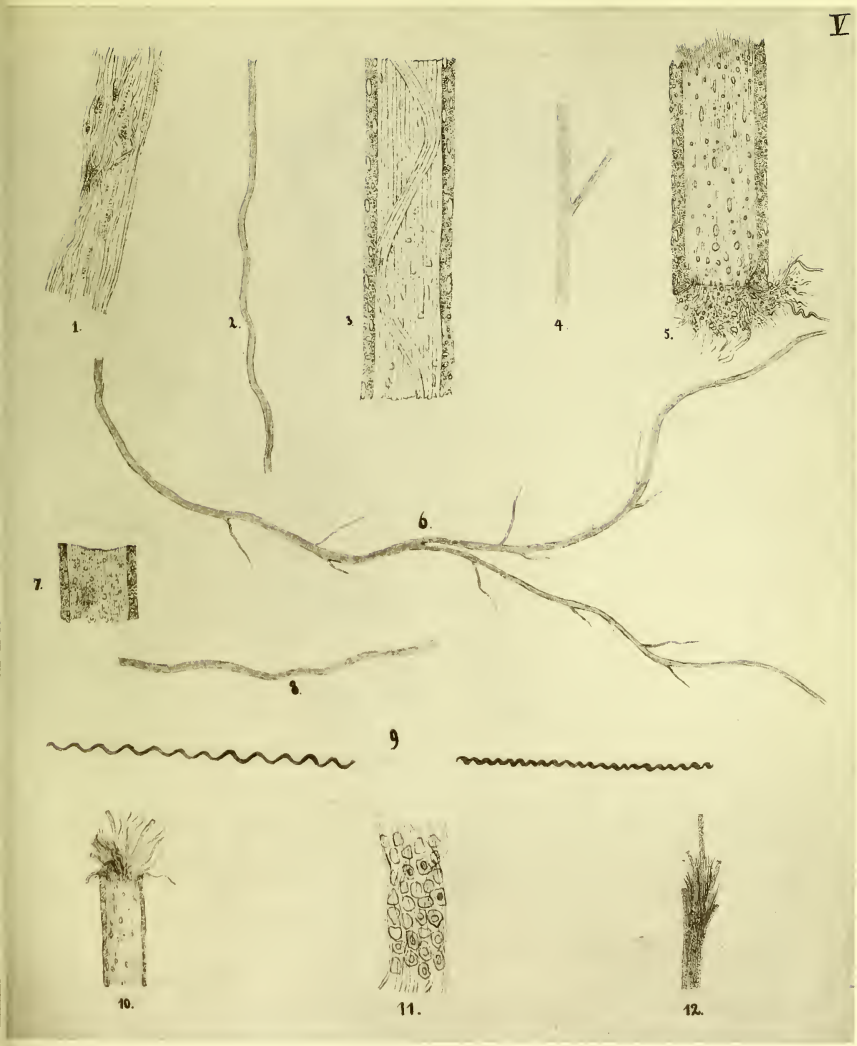
Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

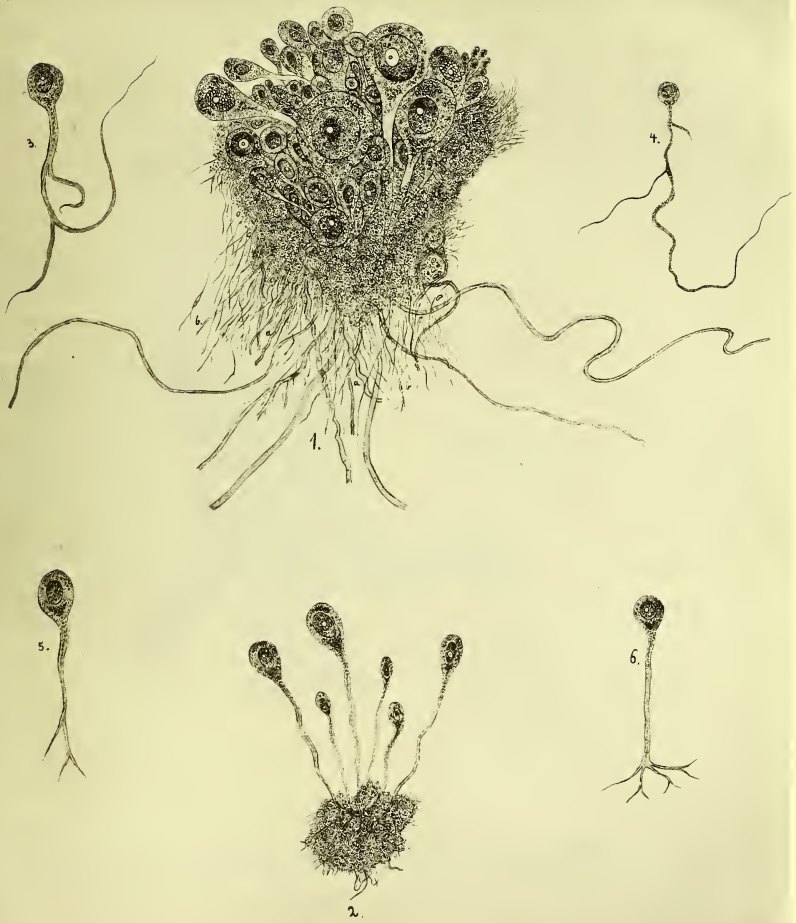

1
2.
3.
4.
5
6
7
8.
9
10.
11.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26.
27
28
29
30
31
32
33
34

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.


IV.
1.
2
3
4.
5
6.
7.
a.
12
14
13.
10.
9
8.
15.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9
10.
11.
12.


3.
4.
1.
5.
6.
2.

1

2.